DAS AUGE VON PALAEMON SQUILLA

AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUTE DER K. K. DEUTSCHEN UNIVERSITÄT IN PRAG

VON

DR. EMANUEL TROJAN

ASSISTENTEN AM ZOOLOGISCHEN INSTITUTE DER K. K. DEUTSCHEN UNIVERSITÄT IN PRAG

Mit 6 Tafeln

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 14. MÄRZ 1912

Die zusammengesetzten Augen der Arthropoden sind seit jeher Gegenstand eifriger Studien von Seite der Zoologen und Physiologen gewesen. Vor ungefähr 200 Jahren begann man dieses Gebiet der Naturwissenschaft zu erschließen. Wenn wir alles das, was in dieser Richtung seit Beginn bis auf den heutigen Tag geleistet worden ist, einer sorgfältigen Durchsicht unterwerfen, können wir mit Genugtuung konstatieren, daß man in der Erkenntnis des Baues und der Funktion des Fazettenauges, eines der kompliziertesten Organe der Tiere, ziemlich weit gekommen ist. Doch hüten wir uns zu sagen, daß der Gipfel bereits erklommen ist. Die allgemeine Wahrnehmung, daß wir mit jedem Fortschritt immer vor neue Probleme gestellt werden, bleibt uns auch hier nicht erspart; nichtsdestoweniger können wir den Besitz unseres Wissens sukzessiv erweitern, sofern wir den Bestand anatomischer Tatsachen mit unseren verfeinerten Methoden feststellen und zugleich das, was unsere Vorgänger geleistet haben, überprüfen, sodann entweder mit unseren Befunden, wenn es sich tun läßt, in Einklang bringen oder mit überzeugender Begründung verbessern oder ganz zurückweisen. Dies war die Richtschnur, an die ich mich bei der Bearbeitung des vorliegenden Themas gehalten habe. Würde ein derartiges Vorgehen von allen in der Naturwissenschaft Betätigten stets streng eingehalten werden, dann käme man wohl selten zu der traurigen Wahrnehmung, daß Tatsachen, die vor Jahrzehnten bereits richtig erkannt worden sind, später ganz übergangen oder durch neue, schlechte Entdeckungen ersetzt werden. Leider habe ich dies speziell beim Studium der Anatomie des *Palaemon*-Auges öfters wahrnehmen müssen. Die gründliche Durcharbeitung gerade dieses Auges als typischen Kruster-Fazettenauges schien mir deshalb sehr notwendig, weil in den letzten Jahrzehnten verschiedene Fragen betreffend das zusammengesetzte Auge der Arthropoden wieder ins Rollen gekommen sind. Die erste Bedingung für eine richtige Lösung aller solcher Fragen ist die genaue Kenntnis der Anatomie dieses Organs; ihr muß bei allen Betrachtungen die

gebührende Beachtung geschenkt werden. In der allzeit vorbildlichen Studie Exner's »Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten« (1891) ist dieses Grundprinzip überall gewahrt. Nichtsdestoweniger ist sich jener Forscher dessen bewußt, daß die eine oder andere seiner Erläuterungen in Zukunft einmal eine Korrektur erfahren wird, sobald man das Fazettenauge besser kennt. Doch das sei gleich hier eingangs bemerkt: durch solche Ergänzungen werden die fundamentalen Anschauungen über das Sehen mit fazettierten Augen, wie sie Exner in seinem klassischen Werke niedergelegt hat, nicht beeinflußt, wohl aber manche Frage, die bisher offen gestanden ist, gelöst werden können.

Und dazu mögen also die folgenden Zeilen beitragen.

Historisches.

Kein Geringerer als Leeuwenhoek (1694), der Erfinder des Mikroskops, ist es, der als erster in der Geschichte des Fazettenauges hier genannt werden muß. Es ist ja auch begreiflich, daß ihm, der sich alles, was halbwegs eine Aufklärung mit Hilfe seines neuen optischen Instrumentes erhoffen ließ, ansah, das überaus minutiös gebaute Fazettenauge nicht entgehen konnte.

Das Verdienst, als erster in den anatomischen Bau des zusammengesetzten Auges bei Krustern und Insekten Einblick genommen zu haben, gebührt dem Holländer Johannes Swammerdam (1737). In seinem monumentalen Werke »Biblia naturae«, das für einige nachfolgende Generationen von Naturfreunden zu einer Naturbibel im wahrsten Sinne des Wortes geworden ist, findet sich unter anderem auch die Beschreibung der Augen des *Paguriden Cancellus (Pagurus bernhardus)* und der Biene.

Mit Rücksicht darauf, daß einerseits diese älteste Quelle aus der Literatur des Fazettenauges ziemlich selten angetroffen wird, während es doch anderseits von Interesse ist, zu erfahren, was vor nahezu 200 Jahren mit Hilfe der primitivsten Hilfsmittel, wie Lupe, Nadeln und Messerchen an jenem Organ entdeckt worden war, will ich die Angaben des alten Forschers hier wörtlich wiedergeben (p. 206):

»Nervi Optici, postquam e Cerebro prodierunt, in Testa Oculi annulosa b semet includunt, atque in hac iterum insignitur dilatati sic progrediuntur ad limbum usque Corneae tunicae, ibique sphaerici desinunt. Nusquam in universo Oculoulli occurrunt humores, cujusmodi in Hominum, Quadrupedum, Avium, Limacumque terrestrium & aquaticorum Oculis inceniuntur: verum alia penitus in eo fabrica observatur, quae attenta animi adversione longe dignissima est.

Quodsi Cornea i ab Oculo semovetur, mox sub ea conspicitur Materies quaedam limpida k, quae Gelatinam, e carne vitulina excoctam, colore refert, & perquam eleganti atque regulari modo est divisa. Qualisnam haec pars sit, atque utrum forte a Spiritu Vini originem coeperit, exacte determinare haud valeo: quandoquidem simile quidpiam in Insectis nullis, quorum Oculi pari gaudent fabrica, unquam observare mihi contigit. In majoribus igitur Cancris, qui vivi dissecti sunt, corpusculum hocce aliquando examinabo.

Verum priusquam ulterius progrediar, sciendum est, Corneam tunicam instar reticuli esse divisam, pari modo, ac in Oculis Insectorum obtinet: reticulatae tamen istae divisiones heic, longe minus profundae sunt. Cujuslibet divisionis planum hexagonum esse, aeque heic in Cancello, quam Insectis, deprehendo. Praeterea omnes hae divisiones superne in sphaericam sese figuram concamerant, quae tamen heic non admodum notabilis est; quum divisionum areolae in Cancello minutissimae sint, & planiores. Intus in sexangularium harumce divisionum Corneae cavitatibus gelatinosa illa, quam modo descripsi, Materies haerebat, quae ibidem toties, quoties Cornea ipsa, erat divisa. Sub hac immensus occurrebat numerus

Fibrillarum l, quae super interna Oculi superficie simili modo collacatae erant, ac semina Heliotropii sua in basi defixa haerent. Omnes hae Fibrae, quibus materies dicta gelatinosa initiur, inter se connectebantur ope Membrana cujusdam, quae nigro intus colore erat insecta, superne autem viridescens per Gelatinam transparebat: unde Uvea mihi tunica audit.

Fabrica situsque harum Fibrarum inversam veluti efficiebat Pyramidem, acuminato suo apice deorsum protensam. Quando autem fibrillas hasce a se mutuo separabam, piceam eae nigredinem superna parte prae se ferebant m, inferne vero nonnihil obscure fuscae erant n, atque in medio pellucentes o. Omnes tandem in grisea terminabantur materie, quae cineritiae Cerebri parti colore similis erat: atque sub hac demum Nervi Optici extremitas in conspectum prodibat.

Quum Fibras hasce microscopio conspicerem, earum quaelibet ex nonnullis aliis constabat Fibrillis pp, quae omnes in regularibus, juxta se mutuo positis, globulis veluti compositae erant. Inter Fibrillas hasce quaedam praeterea comparebant Membranulae, aliquibus passim globulis quoque obsitae, inter quos nonnulla adhuc Vascula reptare videbantur.

Cornea tunica, quae in inversum limpida pellucet, quam elegantissima hoc super Oculo collocata est, transparantemque subtus Uveam viridescentem ostendit. Qua parte Oculi sibi mutuo e regione opositi sunt, Cornea admodum concinne incisa vel exsecta est i; quum Testa ibi longius exporrigatur: ut adeo Cornea instar pileoli, oblique capiti insidentis, super Oculum collocata sit.

Quanam vero ratione visus in Oculo Cancelli peragatur, & qualem effectus producant lucis radii, qui, per Corneam atque materiem gelatinosam transeuntes, ab Uvea dein sistuntur, & hinc suum motum pyramidalibus inversis Fibris communicant; id equidem, Vir Illustrissime, sapienti Tuo, atque multiplici rerum usu limatissimo judicio relinquo, nullus dubitans, quin aliquam hujusce problematis solutionem mihi sis daturus.«

Bei weitem nicht so ausführlich sind die Beschreibungen der Fazettenaugen von Käfern, Fliegen und Krebsen seitens Schäffer's (1756) und Cavolinis (1792). Wenn auch beide diese Autoren sich bemühten, das zu finden, was Swammerdam gesehen hat, scheint es ihnen nicht gelungen zu sein. Im Mittelpunkte ihrer Betrachtungen steht die Cornea, die, wenn abgetragen und auf eine Glasplatte gelegt, bei Betrachtung mit starken Vergrößerungen so viele Bildchen von Baum, Fenster etc. gibt, als Fazetten da sind. Dies sei dem Umstande zuzuschreiben, weil sie »aus lauter von außen gewölbten, von innen aber hohlgeschliffenen Gläschen zusammengesetzt sei.« Cavolini wagte es als erster eine Erklärung für den Sehakt beim Fazettenauge zu geben. Er schreibt (l. c. p. 132): »Aus der Hornhaut gehen die Lichtstrahlen quer durch das krystallene Kügelchen und zeichnen am Boden der Netzhäute eine so große Menge Bilder, als Flächen oder Fazetten da sind.« Allerdings scheint Cavolini diese Idee weniger aus seinen Versuchen als vielmehr aus denen Schäffer's oder gar Leeuwenhoek's hergeleitet zu haben; auch wäre er kaum imstande gewesen, seine Behauptung zu begründen. Nichtsdestoweniger muß jene Stelle seines Schriftchens anmutend wirken, da sie dem Sehen mit Fazettenaugen zum ersten Mal eine bestimmte Form aufprägt. Morphologisch beurteilte derselbe Autor das Fazettenauge als ein aus vielen Einzelaugen zusammengesetztes.

Nach Cavolini machte die Erkenntnis des Baues und der Funktion des Fazettenauges durch mehr als zwei Jahrzehnte verhältnismäßig wenig Fortschritte. Unter Mitwirkung von Andre (1782), Schelver (1798), Cuvier (1809), Marcell de Serres (1813), Treviranus (1820), Blainville (1822) und Kirby und Spence (1827) gedieh das Wissen in bezug auf jenes Organ ungefähr so weit: Das Fazettenauge besteht im Wesentlichen aus einem kugligen Bulbus des Sehnerven, der etwa in der Mitte der Augenwölbung liegt. Von diesem Nervenknopf strahlen zahlreiche feine Sehnervenfasern radial aus. Haben dieselben eine Strecke zurückgelegt, erreichen sie ein feines, vorgewölbtes Häutchen, die Aderhaut, dringen durch diese hindurch und setzen sich peripherwärts bis an die Corneafazetten fort. Bei manchen Tieren werden sie in ihrem Verlaufe unmittelbar vor der Cornea durch kuglige oder kegelförmige Glaskörper unterbrochen. Zwischen diesen Sehnervenfasern breiten sich Massen von Pigmenten aus.

Auch an Ansichten über das Sehen mit den Fazettenaugen fehlte es nicht; sie waren indessen entsprechend der ungenügenden Kenntnis des Baues weit davon entfernt, das Richtige zu treffen. Das eine Mal sollte das Sehen durch unmittelbare Perzeption des Lichtes ohne brechende Medien vor sich gehen, das andere Mal spielte die Cornea als lichtbrechender Körper die Hauptrolle. Man sollte erwarten, daß die oben zitierte Anschauung von der Entstehung zahlreicher kleiner Bildchen im Innern des Auges den einen oder anderen Forscher zum Nachdenken veranlaßt hätte; indessen scheint man sie ohneweiters als selbtverständlich hingenommen zu haben, wozu natürlich auch die damals allgemein verbreitete Ansicht, daß das Fazettenauge aus vielen Einzelaugen zusammengesetzt sei, wesentlich beitrug. Nur Treviranus (1820) ist zu einer besonderen Auffassung des Sehaktes gekommen; dies geht aus folgenden seinen Worten hervor (p. 152): »... nur diejenigen Strahlen der Objekte werden zum Sehnerven durchgelassen, die senkrecht auf eine von den vielen Flächen der vieleckigen Hornhaut fallen, alle übrigen aber von dem glänzenden Pigmente, das sich unmittelbar unter dieser Haut befindet, zurückgeworfen.« Es scheint mithin Treviranus geglaubt zu haben, daß jeweils bloß ein einziges Bildchen hinter einer von den vielen Fazetten zustandekomme und perzipiert werde. Immerhin, wie man sieht, lag dieses Gebiet nicht brach; es gab eine Reihe von anatomischen sowie biologischen Beobachtungen, die einer richtigen Bewertung und konsequenter Zusammenstellung bedurften. Und dies zu leisten, war keinem Geringeren als Johannes Müller (1826) vorbehalten. Dieser Forscher breitete zunächst seine Untersuchungen auf eine sehr große Anzahl von Insekten und Krustern aus und fand, daß für die zusammengesetzten Augen aller dieser Tiere folgendes charakteristisch sei: allgemeines Vorkommen von Krystallkegeln, derer jeder an seinem proximalen Ende eine besondere Retina trage und von Pigmenten in einer ganz bestimmten Weise umhüllt sei. Diese Tatsachen erlangten ihre hohe Bedeutung in der von Müller aufgestellten Theorie vom musivischen Sehen. Wie er sich dieses vorstellte, lehren folgende Worte (p. 363): »Wenn einer bestimmten Stelle der Netzhaut auch nur Licht von einer bestimmten Stelle des Objektes zukommen kann, allen anderen Teilen der Netzhaut dieses besondere Licht ausgeschlossen wird, so ist dadurch ein Bild gegeben. Dies geschieht in den zusammengesetzten Augen der Insekten und Krebse durch die zwischen den Fasern des Sehnerven und den Fazetten der Hornhaut gelegenen, mit beiden durch ihre Extremitäten verbundenen, an ihren seitlichen Wänden mit Pigment bekleideten, durchsichtigen Kegel. Jeder dieser um eine konvexe Nervenmasse peripherisch gestellten Kegel läßt nur dasjenige Licht zu der Faser des Sehnernen, mit welcher er an seiner Spitze verbunden ist, was unmittelbar durch die Achse des Kegels einfällt. Alles andere von demselben Punkte ausgehende, auf die Hornhaut schief einfallende Licht wird nicht die untere Extremität der Kegel erreichen und deshalb nicht zur Perzeption von anderen Fasern des Sehnerven kommen; es wird, schief einfallend, von den mit Pigment bekleideten Wänden der nur in der Achse durchsichtigen Kegel absorbiert werden.« Und an einer anderen Stelle (p. 365) heißt es weiter: »Jede Sehfaser mit ihrem besonderen Gesichtseindrucke teilt diesen dem Bulbus des Sehnerven mit; und indem sich die früher durch Pigment geteilten Sehfasern zum Bulbus des Sehnerven vereinigen, zu einer kontinuierlichen Ausbreitung der Nervenmasse zusammentreten, so verbinden sich auch die einzelnen Eindrücke der einzelnen Sehfasern in dem Bulbus des Sehnerven zu einem kontinuierlichen Bilde in der Affektion.« Daß Müller's Schrift, sowie noch seine spätere (1829) denselben Gegenstand behandelnde reich an anderen wertvollen Mitteilungen ist, mag hier nur flüchtig bemerkt werden. Im speziellen Teile wird sich genug Gelegenheit bieten, auf solche Stellen näher einzugehen. Nur das eine sei hier noch hervorgehoben, daß jener berühmte Forscher auf physiologischer Grundlage eine Systematik sämtlicher Gesichtswerkzeuge schuf, die bis heute unübertroffen dasteht.

Die Zeitgenossen Johannes Müller's, wie Soemmering (1818), Strauß-Dürckheim (1828), Treviranus (1828), Lyonet (1832), Milne-Edwards (1834), Dufour (1835), Wagner (1835) und Duges (1838), die immer wieder neue, eigene Untersuchungen anstellten, wetteiferten in der Bestätigung der Richtigkeit der Befunde jenes großen Physiologen. Allerdings blieb es auch nicht ohne Widersprüche. Die Beobachtungen Leeuwenhoek's und Schäffer's von der Entstehung zahlreicher kleiner Bildchen, die bereits Cavolini, wie oben bemerkt, für den Sehakt beim Fazettenauge zu verwerten suchte, wären

beinahe ganz in Vergessenheit geraten, wenn nicht Brants (1843), Grüel (1844) und Gottschee (1852) sie bei ihren Versuchen von neuem aufgedeckt und auf ihren Widerspruch zu Müller's Theorie hingewiesen hätten. Müller selbst trat für seine Lehre nicht genug energisch ein; dies mußte den Eindruck erwecken, daß er wankend geworden ist. Während sich noch Will (1840) bei seinen gründlichen Studien an zusammengesetzten Augen der Arthropoden jeglicher physiologischer Auslegung enthielt, standen bereits die Arbeiten von Zenker (1854), Leydig (1855), Gegenbauer (1858), Leuckart (1859), Claparède (1860), Ruete (1861) und Dor (1861) im Zeichen der alten Anschauung. Während es aber noch immer zur Rechtfertigung derselben an einer Retina unmittelbar hinter jeder Corneafazette für je ein Bildchen fehlte und man statt einer solchen stets nur eine einfache Nervenfaser zu entdecken vermochte, war mit M. Schultze (1868) auch diese Schwierigkeit behoben, denn dieser wollte in den Fazettenaugen einiger Insekten und Kruster eine Anzahl feinster Nervenfibrillen an jeden Krystallkegel herantreten gesehen haben, die er für die Netzhaut der Einzelaugen in Anspruch nahm. Damit schien das Schicksal der Theorie Müller's besiegelt. Das dritte Jahr darauf brachte in diese etwas unerfreuliche Lage, aus der selbst Helmholtz und Du Bois Reymond keinen Ausweg wußten, insofern eine Besserung, als Boll (1871) die zahlreichen Bildchen, die bei den Versuchen mit den Corneafazetten als Hauptstütze der alten Theorie hingestellt wurden, auch in der Stäbchenschichte der Triton-Retina entdeckte. Nachdem er unter Hinweis darauf, daß diese Erscheinung hier wie dort für das Sehen bedeutungslos sei, des Näheren erläutert hatte, daß das, was Schultze als Retina der Fazetten hinstelle, keine Retina sein könne, legte er seinen Standpunkt folgendermaßen dar: »Ich schließe hiermit die Reihe von Betrachtungen, die es mir als völlig unzulässig erscheinen lassen, für die Erklärung des Sehens bei den Arthropoden an die Leeuwenhoek'schen Bildchen anzuknüpfen. Für mich besteht die alte Theorie Johann Müller's vom musivischen Sehen noch zu vollem Rechte und in alter Ehre. Eine ganz besondere Genugtuung soll es mir sein, wenn diese Betrachtungen dazu beigetragen haben sollten, daß die Theorie vom musivischen Sehen in der Wissenschaft wieder als das gelten wird, als was sie einstmals gegolten hat: als das frischeste Blatt in dem Lorbeerkranz ihres großen Urhebers.«

Boll blieb auch nicht lange vereinzelt mit seiner Ansicht. Denn schon drei Jahre später setzte Greenacher (1874) in der ersten seiner Schriften über das zusammengesetzte Arthropodenauge mit der Verteidigung der Müller'schen Theorie ein. Im Hinblicke auf den gedrängten zentralen Zusammenschluß der Sehstäbe, sowie auf die peripheren, durch Pigmenthüllen voneinander isolierten Krystallkegel, könne keine andere Theorie das richtige treffen als jene. Man müsse nur seine Aufmerksamkeit auf die Nervenstäbe konzentrieren und nur in diesen nach Nervenendigungen suchen.

Unmittelbar nach Greenacher's Mitteilung erbrachte Exner (1875) die ersten schlagenden Beweise dafür, daß die Leeuwenhoek'schen Bildchen wohl durch Experimente wie die von Gottschee u. a. ausgeführten zustandekommen, nie aber im Fazettenauge des lebenden Tieres, ja daß sie überhaupt nicht perzipiert werden könnten, wenn sie dort lägen, wohin sie jene Theorie konstruiere. Dieser Autor war es auch, der in scharfsinniger Weise zum ersten Mal die hohe Bedeutung des dioptrischen Apparates der Ommen richtig erfaßte und an den Krystallkegeln des Leuchtkäferchenauges experimentell nachwies, wie die annähernd in der Richtung des Einzelauges einfallenden Strahlen durch Brechung und Reflexion an der Spitze der Kegel konzentriert werden, um das Nervenelement in erhöhtem Maße zu reizen. Was das Sehvermögen speziell der Insekten anbelangt, kam Exner auf Grund seiner dioptrischen Untersuchungen zu einer ganz neuen Ansicht, daß nämlich jene Tiere eher imstande seien Bewegungen als Formen zu unterscheiden.

Greenacher (1879) erweiterte hierauf seine anatomischen Studien auf einfache und zusammengesetzte Augen möglichst vieler Gliedertiere; einige wertvolle Angaben, von denen noch später die Rede sein wird, haben wir ihm zu verdanken. Insbesondere war es der Nervenstab, an dem er grundlegende Entdeckungen machte. Leicht gelang es diesem Forscher seinen Zeitgenossen O. Schmidt (1878), der sich für das mosaikartige Sehen Müller's deshalb nicht entschließen konnte, weil er in den Augen einiger Kruster und Insekten gebogene Krystallkegel entdeckte, zu belehren, daß seine Bedenken belanglos seien;

denn auch durch derart geformte Kegel werde das Licht wie in gebogenen Glasstäben weitergeleitet und könne somit das Rhabdom erreichen.

Wenig Anklang haben die Entdeckungen Lowne's (1878) gefunden. Dieser Autor deutete nämlich den Sehstab als einen Körper, der den Zweck erfülle, die Leeuwenhoek'schen Einzelbildchen umzukehren; er sei voluminös und habe eine konvexe Vorderfläche.

Weitere Beweise, daß die Gesichtswahrnehmungen im Fazettenauge im Sinne Müller's zustandekommen, lieferte Notthaft (1880). Wenn er auch hie und da in einen Irrtum verfiel, kam er doch endlich zu folgender Anschauung. »Es fällt auf jede Retinula ein zylindrisches Lichtbüschel oder eine Lichtlinie genau in der Richtung der optischen Axe des Augenelementes. Die einzelnen, dieses Büschel zusammensetzenden Lichtstrahlen halten im strengen Sinne die gleiche Richtung ein. Das Stück des Gegenstandes, von welchem dieselben ausgehen und welches ein einzelnes Elementarsehfeld erfüllt, ist somit für alle noch so verschiedenen Entfernungen durchaus gleich groß; es ist nämlich genau gleich dem Querschnitte des hinteren zugespitzten, nicht pigmentierten Endes des Krystallkegels, oder gleich demjenigen der Retinula.«

Dagegen erbrachte eine Reihe von Forschern wie Forel (1886, 1887), Plateau (1888), Sharp (1889) neue Zeugnisse für die Richtigkeit der Anschauungen Müller's. Von den Entdeckungen Patten's (1887), die ihr zuwiderliefen, blieb Müller's Theorie unbeeinflußt, da man vom Anfang an jenem Autor ziemlich skeptisch gegenüberstand. Nach überwundener Gefahr, kann man sagen, war sie wieder die führende. Um ihr jedoch eine allgemeine Geltung für immer zu verschaffen, dazu gehörte mehr als bisher geleistet worden war, vor allem eine klar durchdachte physikalische Grundlage, ferner eine richtige Zusammenstellung aller Fazettenaugentypen und eine geschickte Verwertung markanter anatomischer und physiologischer Befunde.

Diesen Anforderungen ist in unübertroffener Weise Exner (1889, 89 a, 1891) gerecht geworden. Voll der Überzeugung, daß bei den Fazettenaugen die Krystallkegel nebst Corneafazetten einen wesentlichen Anteil an dem Sehakte haben, hielt er sich an eine Einteilung der zusammengesetzten Augen nach dem Baue ihrer dioptrischen Apparate. Von jedem Typus unterzog er dann eines einer eingehenden experimentellen Untersuchung, deren Resultate mit denen auf Grund mathematisch-physikalischer Berechnungen gewonnenen vollkommen übereinstimmend als einwandfrei angesehen werden mußten. Es erwies sich, daß in den Fazettenaugen ein Mosaikbild entweder mit annähernd aneinanderschließenden oder übereinandergreifenden Teilbildern zustandekomme; das erste nannte Exner das Appositions-, das zweite das Superpositionsbild. Beide sind aufrecht. Derselbe Forscher wies auch zuerst auf die zweckmäßige Verteilung des Pigments und Tapetums in den Augen und dessen Beeinflussung durch das Licht hin, derzufolge ein und dasselbe Fazettenauge das eine Mal als Appositions-, das andere Mal als Superpositionsauge funktionieren kann. In einer reichhaltigen Liste führte er Tiere an, bei denen er den einen oder anderen Typus von Augen vorgefunden hat. Die Tatsache, daß es auch ungleichmäßig gebaute Fazettenaugen gibt, entging ihm ebenfalls nicht und er bemühte sich, auch für diese Erscheinung eine Erklärung zu geben. Des weiteren erhielten wir von ihm Aufklärung über das Augenleuchten und die Pseudopupillen. Im Hinblicke darauf, was Tiere mit Fazettenaugen sehen, sprach er die Meinung aus, daß es vornehmlich Bewegungen seien. Das Bewegungssehen müsse auch der Natur jener Wesen entsprechend eher im Vordergrunde stehen als das Formsehen.

Exner hat somit eine breite Grundlage für jede, wie auch immer gestaltete Untersuchung des Fazettenauges geschaffen, auf der alle, die ihre Aufmerksamkeit diesem Gegenstande widmeten, weiter bauten.

Zu gleicher Zeit mit Exner studierten das Phänomen der Pigmentwanderung in zusammengesetzten Arthropodenaugen Stefanowska (1889) und Szawinska (1890).

In den letzten zwei Dezennien warf man sich insbesondere auf die Erforschung der feineren histologischen Einzelheiten im Fazettenauge; es hängt dies natürlich mit unseren Fortschritten in der mikroskopischen Technik zusammen. Wesentlich gefördert wurden unsere Kenntnisse durch die Untersuchungen

von Parker (1890, 1891, 1895, 1897, 1899), Chun (1896), Zimmer (1898), Miltz (1899), Rádl (1900, 1901, 1902, 1906), Hesse (1901, 1908), Schneider (1902), Dietrich (1909), Kirchhoffer (1908, 1910), Bedau (1911) und Johnas (1911). Von Physiologen arbeiteten im Sinne Exner's weiter Kiesel (1894), von Frisch (1908), Demoll (1909 a, b, 1910, 1911) und Day (1911). Es wird sich Gelegenheit bieten, auf die Arbeiten aller dieser Autoren näher einzugehen.

Bevor ich dieses Kapitel verlasse, will ich der Vollständigkeit halber noch einen Blick auf unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Fazettenauges werfen. Weismann (1866) studierte die embryonale Entwicklung des zusammengesetzten Dipterenauges an Corethra und stellte fest, daß die erste Augenanlage in einer Verdickung der Hypodermis bestehe. Graber (1880) und Watase (1890) kamen bei ihren vergleichenden embryologischen Studien und zwar der erstere bei Insekten, der letztere bei Krustern zu einem anderen Ergebnisse: sie wollen jedes Omma aus einer Einstülpung hervorgehen gesehen haben. Auf Grund eigener Untersuchungen traten Claus (1886), Herrick (1889), Carrière (1890), Parker (1889) und Johansen (1893) u. a. auf die Seite Weismann's. In der Minderheit blieben die Anhänger Grabers und Watase's, nämlich Mark (1887) und Patten (1888). Nachdem durch neuere Untersuchungen wiederholt bestätigt, genießt die Ansicht der ersten Gruppe von Forschern allgemeine Giltigkeit: In der ursprünglichen Hypodermisverdickung, beziehungsweise Verdichtung, erfolgt zumeist unter Ausbildung einer zarten Trennungswand eine Scheidung in eine oberflächliche und eine tieferliegende Schichte. Die erstere, das sogenannte Retinogen, liefert das Auge, die letztere, das sogenannte Gangliogen, läßt die optischen Ganglien aus sich hervorgehen. Durch mehrfache Differenzierung der Zellen des Retinogens entstehen die Ommen. Die Vergrößerung der Anlagen zum fertigen Auge haben wir uns bei Krustern so vorzustellen, daß eine Hypodermispartie, sie soll im vorderen, mehr medialen Teile des Auges liegen, ihren embryonalen Charakter behält und immer wieder neue Elemente für das Auge liefert. Bei Insekten soll dagegen die Augenanlage ihre Vergrößerung durch zunehmende Verdickung erfahren, so daß die schon frühzeitig ausgebildeten Ommatidien sich bloß in die Länge zu strecken brauchen, infolgedessen schlanker werden und näher aneinander rücken. Über die Einzelheiten dieser Umgestaltungen und Umlagerungen der Zellelemente haben uns in den letzten Jahren insbesondere Redikorzew (1900), Hesse (1901), Schindler (1902), Plotnikow (1904), Phillips (1905) und Kirchhoffer (1908) viele interessante Tatsachen eröffnet.

Technisches.

Soviel ich aus der Literatur entnommen habe, wurde *Palaemon* zwecks Untersuchung der Augen in heißem Wasser oder in konzentrierter wässriger Lösung von Sublimat, rein oder mit Zusatz von Essigsäure fixiert. Keine dieser Untersuchungen leistete mir so gute Dienste wie folgende: Die Tiere wurden auf ein paar Sekunden in kochende konzentrierte wässrige Sublimatlösung getaucht und alsbald in eine kalte ebensolche Flüssigkeit, der einige Tropfen Essigsäure zugesetzt worden waren, auf 24 Stunden gelegt.

Geschnitten wurde vornehmlich in Celloidin; für das Studium der Rhabdome taugten allerdings Paraffinschnitte besser.

Des mitunter recht lästigen Pigmentes entledigte ich mich auf folgende Art: Ich bereitete mir eine ganz schwache Lösung von Chlorkalium (2 bis 3 Körnchen auf 5 cm^3 aqua dest.) und setzte ihr ein paar Tropfen Salzsäure zu. Nun wurden die Celloidinschnitte hineingelegt und wenige Minuten darin belassen. Der Bleichungsprozeß ließ sich bequem mit freiem Auge kontrollieren. Derart behandelte Schnitte durch mehrere Stunden gewässert zeigten nach Heidenhain gefärbt überaus klare Kerntinktionen. Sonst wurde auch mit Thionin, ferner nach Van Gieson und insbesondere mit ganz dünnen Lösungen Delafield'schen Hämatoxylins, das namentlich in dem Ausfärben der nervösen Elemente ausgezeichnete Dienste leistete, gefärbt.

Der Bau des Auges.

Palaemon squilla (gemeiner Granat oder Crevette) besitzt ein Paar großer Augen am Kopfe (Taf. I, Fig. 1, 2). Unter allen Krusteraugen sind diese bisher am meisten studiert worden, weil sie sich wegen ihrer Größe und der ziemlich weichen Beschaffenheit der Hülle als ein verhältnismäßig günstiges Untersuchungsobjekt bewährt haben. Bei einfacher Betrachtung lassen sich an einem solchen Auge folgende Teile unterscheiden (Taf. I, Fig. 3):

Der Stiel: Er hat die Form eines Kegels, dessen Spitze der Mediane des Kopfes zugekehrt ist. An diesem Ende ist er mit dem Kopfe derart verbunden, daß dem Tiere die Möglichkeit geboten wird, seine Augen leicht hin und her zu bewegen.

Das Hauptauge: Dem breiteren nach außen zugekehrten Teile des Stieles sitzt das ungefähr halbkugelförmige Auge auf. Man sieht, daß es von einem zarten gefelderten Häutchen überzogen ist.

Das Nebenauge (Taf. I, Fig. 2, 3): Der Stielrand zeigt auf seiner dorsalen Seite einen kleinen Ausschnitt, in den ein Vorsprung vom Hauptauge her hineingreift. Bei Lupenbetrachtung wird man hier eines kleinen schwarzen Pünktchens gewahr, das einen Durchmesser von etwa 150 bis 200 μ hat. Das ist das Nebenauge (Taf. I, Fig. 4, 5, 6, Taf. II; Fig, 8 *O*).

Das Bild, das das Innere des Auges bietet, lehrt, daß wir es mit einem zusammengesetzten Auge, dem sogenannten Fazettenauge zu tun haben (Taf. II, Fig. 8). Es besteht aus einer großen Anzahl von Einzelaugen, Ommen; Will (1840, p. 10) zählte ihrer bei *Palaemon serratus* 3020. Die Teile, aus denen sich ein solches Einzelauge zusammensetzt, sind von außen nach innen betrachtet folgende:

Die Corneafazette.

(Taf. II, Fig. 10, Taf. V, Fig. 37, 38, Taf. VI, Fig. 48, 49, *CoL*).

Sie ist ein Teil jenes zarten Häutchens, der Cornea (Taf. II, Fig. 8, a; Fig. 9), die das Auge überzieht. Auf die Gesamtheit der Corneafazetten aller Ommen im Auge ist das zierliche Netz der Cornea zurückzuführen. Bisher haben meines Wissens nur zwei Autoren der Anordnung der Corneafazetten ihre Aufmerksamkeit zugewendet. Nach Parker (1897, p. 9) soll die Felderung bei *Astacus fluviatilis* auf zwei unter rechten Winkeln sich kreuzenden Systemen von Bogenlinien beruhen. Die Linien des einen Systems beginnen vorn dorsal und enden hinten unten, die des andern nehmen vorn ventral ihren Anfang und ziehen nach hinten oben. Rádl (1901, p. 15) beschreibt bei *Palaemon squilla* ein System von konzentrischen Bogenlinien, dessen Mittelpunkt ungefähr in der Mitte der Oberseite des Auges gelegen ist. Das Nebenauge, das neben diesem Zentrum liegt, bringe etwas Unordnung in dieses System, insofern die Fazetten seiner Umgebung durcheinander geworfen und unregelmäßig angeordnet sind.

Wiewohl ich mit den Ausführungen dieses letzteren Autors im wesentlichen einverstanden bin, muß ich bemerken, daß mir die Fazetten nicht nach einem, sondern nach zwei Systemen konzentrischer Bogenlinien angeordnet zu sein scheinen (Taf. 1, Fig. 3); der Mittelpunkt des einen Systems liegt vor, der des anderen hinter dem Nebenauge. Wegen der unmittelbaren Nähe ihrer Zentren kommt es zur Kreuzung der beiden Bogenliniensysteme. Was den andern Punkt, die unregelmäßige Anordnung der Fazetten in der Umgebung des Nebenauges betrifft, so hat sie, wie aus meinen Figuren 4 und 5 auf Taf. I zu ersehen ist, wohl ihren Grund darin, daß die Fazetten von ihrer regelmäßigen Form abweichen, was sie nicht bloß nach dem Nebenauge hin, sondern gegen den Augenrand im allgemeinen tun.

Im übrigen ist jedoch die Form der Fazetten äußerst regelmäßig, der Umriß nämlich quadratisch. Eine jede von ihnen ist an den vier Seiten mit den benachbarten vollkommen verschmolzen. Am Querschnitt erkennt man, daß ihre Außenseite konvex, die Innenseite leicht konkav sei; sie stellen somit konkavkonvexe Linsen vor.

Mit diesem Befunde stelle ich mich mit den Angaben anderer Autoren in Widerspruch. So beschreibt Will (1840, p. 9) bei *Palaemon* die Innenseite der Fazetten eben, Greenacher (1879, p. 123) dagegen

leicht konvex und gibt auch dieser Krümmung in der Zeichnung einen viel deutlicheren Ausdruck als der der Außenseite. Bei späteren Autoren scheint in dieser Richtung keine einheitliche Meinung zu gelten, da ich nach den verschiedenen Darstellungen die Corneafazette das eine Mal plankonvex, das andere Mal mehr oder weniger bikonvex finde. Nach Schneider (1902, p. 484) stellt die Fazette eine schwach bikonvexe Linse vor, deren Außenseite stärker als die Innenseite gewölbt ist. Im allgemeinen ist also bisher bei Krustern die Innenseite der Fazette plan und, wenn schon gekrümmt, dann nur konvex gesehen worden. Bei den Insekten dagegen wurden von innen konkave Corneafazetten bereits von Swammerdam (1737) für die Biene, von Treviranus (1820) für die Hornis und von Leydig (1864, p. 8) für die Aeschna-Larve beschrieben.

Bei Anwendung künstlicher Färbungen lassen sich am Querschnitt der Fazette zwei Lagen unterscheiden, eine äußere, weniger tingierbare und eine innere, die namentlich von innen den Farben leichter zugänglich ist; beide sind deutlich geschichtet und bestehen aus konzentrischen Plättchen. Auf diese Schichtung der Fazetten hat zum ersten Male Will (1840, p. 8) hingewiesen. Sie ist bisher überall sowohl bei Insekten, als auch bei Krustern nachgewiesen worden und liegt in der Natur der Fazette, die gleich der Cuticula des übrigen Körpers von den unter ihr gelegenen Zellen ausgeschieden wird.

Die Corneazellen.

(Taf. II, Fig. 8, b, Fig. 10, 11, Taf. V, Fig. 37, 39, Taf. VI, Fig. 48, 50 *CoC.*)

Unter den Corneafazetten liegt eine einfache Zellage äußerst hinfälliger Elemente; sehr selten erkennt man ihre wahre Struktur, zumeist ist sie zu einer feinkörnigen Masse zerfallen. In günstigen Fällen kann man jedoch sehen, daß unter jeder Fazette zwei längliche Zellen einander gegenüberliegen. Die Längsachse dieser Zellen ist parallel zur Fazettenseite gerichtet. Jede Zelle ist in ihrem distalen Teile breiter als im proximalen, so daß der Querschnitt ungefähr die Form eines Dreieckes hat. Der Kern der Zelle (Taf. II, Fig. 11, 12, Taf. V, Fig. 37, 39, Taf. VI, Fig. 48, 50 *CoCN*) ist sehr lang, mäßig gekrümmt und liegt der Außenwand der Zelle an. Er enthält feinkörnige chromatische Substanz nicht im Übermaß, welcher Umstand seine Auffindung ziemlich erschwert. Die Corneazellen stellen die Matrix der Fazetten vor und sind entsprechend dem Cuticularcharakter jener als die Hypodermis des Auges aufzufassen.

Die Hinfälligkeit dieser Zellschichte mag wohl der Grund gewesen sein, warum die Corneazellen allen älteren Forschern entgangen sind. Seitdem man sie aber kennt, gehen die Meinungen hinsichtlich ihrer Zahl stark auseinander. Claus (1879, p. 73) war der erste, der an dem Auge des Amphipoden *Phronima* zwei Hypodermiszellen unter jeder Fazette beschrieb und zugleich die richtige Anschauung einführte, daß sie die eigentlichen Bildner der Fazetten seien. Greenacher (1879, p. 123) erkannte sie am *Palaemon* nicht, denn er beschreibt unter den Fazetten eine dünne Lage von grober Granulierung mit Zellkernen; natürlich ist aber diese, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, auf Corneazellen zurückzuführen. Patten (1886) wies wiederholt jene Zellen in den Augen verschiedener Dekapoden nach und schrieb ihnen, von der irrigen Auffassung einer Iris abgesehen, vornehmlich dieselbe Bedeutung wie Claus zu. Auch dieser Autor zählte ihrer zwei unter jeder Fazette, da er immer bloß zwei Zellkerne zu finden vermochte. Der Nachweis der Zellen selbst scheint ihm am *Palaemon* nicht gelungen zu sein, was ich daraus erschließe, daß er sie nicht abbildet, wenngleich er 2 Kerne, allerdings unrichtig, zeichnet. Doch scheint er ihre Form und Lage so aufgefaßt zu haben wie ich; den Eindruck gewann ich beim Vergleich seiner Darstellungen von Corneazellen anderer Kruster. Reichenbach (1886, p. 91) zählte bei *Astacus* 4 Corneazellen; er wurde indessen durch Carrière (1889, p. 225), Szawinska (1890, p. 541) und Parker (1895, p. 11) überwiesen, daß nur zwei solcher Zellen vorhanden sind. Ja Parker (l. c.) verallgemeinerte seinen Befund bei *Astacus*, gestützt auf die Angaben von Viallanes (1892) und Herrick (1892) und behauptete, daß zwei Corneazellen für das Omma des Dekapodenauges Regel seinen. Chun (1896) zählte bei verschiedenen von ihm untersuchten Tiefseekrustern stets 2 Corneazellen. In der ausführlichen

Beschreibung des *Palaemon*-Auges von Schneider (1902, p. 484) fand ich indessen 4 Corneazellen für jede Fazette angegeben; allerdings erscheinen in der beigegebenen Figur je zwei von ihnen derart verschmolzen, daß sie eine einzige repräsentieren könnten. Ich habe mir viel Mühe mit verschiedenen Färbungen gegeben, um jene feine Trennungslinie in der Mitte der langen Corneazellkerne, wie sie Schneider dargestellt hat, zu entdecken, doch umsonst. Aber auch von einer Einschnürung oder gar einer Trennungslinie der Corneazelle, die auf eine Existenz von jederseits 2, also im ganzen von 4 Zellen deuten würde, war keine Spur vorhanden. Und doch schiene es mir nicht erklärlich, daß dort, wo an guten Präparaten die Zellgrenzen der beiden Corneazellen deutlich sind, die anderen zwei nicht wahrgenommen werden sollten, falls sie da wären. Wurden die Zellen in der Richtung ihrer Längsachse geschnitten, dann stellte sich der Kern als ein einfaches, ungeteiltes Band dar (Taf. II, Fig 12 *CoCN*); ein zu dieser Richtung um 90° geneigter Schnitt zeigte die kreisrunden Querschnitte der beiden Kerne (Taf. V, Fig. 37, Taf. VI, Fig. 48 *CoCN*). In der Meinung, die Frage hinsichtlich der Zahl der Corneazellen an noch nicht entwickelten Augen leichter und sicherer entscheiden zu können, untersuchte ich die Augen eben aus den Eiern geschlüpfter *Palaemon*-Larven. Doch fand ich die Verhältnisse dort so wie bei den entwickelten Tieren. Noch auf einen Umstand aber, der eher für die 2- als für die 4-Zahl der Corneazellen spricht, möchte ich hier aufmerksam machen. Es gilt heutzutage nach Hesse (1901, p. 461) als erwiesen, daß die sogenannten Hauptpigmentzellen in den Fazettenaugen der Insekten den Corneazellen homolog sind; es hat sich nämlich bei allen diesbezüglichen Untersuchungen herausgestellt, daß dort, wo die eine Art der Zellen vorkommt, die anderen fehlen. Ob aber nun Cornea- oder Hauptpigmentzellen, niemals sind ihrer mehr als zwei gesehen worden; ich erwähne hier der Angaben Zimmer's (1897, p. 242) für die *Ephemeriden*, Hesse's (1901, p. 411, 425) für *Lepisma* und *Periplaneta*, Dietrich's (1909, p. 468) für *Dipteren*, Johnas's (1911, Taf. XI) für *Lepidopteren* und Bedau's (1911, p. 422) für *Wasserwanzen*. Nach den Angaben so zahlreicher Autoren kann man schließen, daß zwei Corneazellen für das Omma der Kruster- und Insektenaugen Regel sind.

Die Krystallzellen.

(Taf. II, Fig 8 *c*—*e*, Fig. 13, Taf. V, Fig. 37, 39, 40, Taf. VI, Fig. 48, 50, 51 *CrC*.)

Unter jeder Corneafazette und den zu ihr gehörigen Corneazellen liegen die wegen ihrer Form und ihres Inhaltes auffälligsten Elemente des Fazettenauges, die Krystallzellen. Je 4 in gekreuzter Stellung eng aneinanderschließend gehören zu einem Omma; sie sind in der Richtung der Achse des Einzelauges stark ausgezogen und stellen gewissermaßen eine Spindel vor, deren distales Ende plötzlich, das proximale dagegen allmählich sich verjüngt. Das erstere wird auf diese Weise zu dem sogenannten Zapfen (Taf. II, Fig. 8*c*) das letztere zu einem langgestreckten Stiele (Taf. II, Fig. 8*e*, Fig. 17, Taf. III, Fig. 28, Taf. V, Fig. 37, 43, 46, Taf. VI, Fig. 47, 48, 54 *CrCP*). Der Zapfen stößt mit seiner Spitze an die Mitte der Innenseite der Fazette, während sich die beiden Corneazellen dicht um seinen Mantel legen. Etwas unter der Höhenmitte dieses Zapfens liegen peripher kreuzweise 4 wandständige Kerne, der 4-Zahl der Zellen entsprechend (Taf. II, Fig. 12, 13, Taf. V. Fig. 37, 40 Taf. VI, Fig. 48, 51 *CrCN*). Sie sind plattgedrückt, stark gekrümmt und liegen nicht mit ihrer Breitseite auf, sondern stehen auf ihrer Schmalseite. Zum Unterschiede von den Corneazellen enthalten sie reichlicher Chromatin. Der Inhalt der Krystallzellen in diesem Zapfen, sowie in ihrem zum Stiel ausgezogenen proximalen Teile ist feinkörnig. Die mittlere Partie dagegen ist von einem Körper ganz anderer Natur, dem Krystallkegel eingenommen (Taf. II, Fig. 8*d*, Fig. 14, 15, Taf. V, Fig. 37, 41, 42, Taf. VI, Fig. 48, 52, 53 *Cr*). Er hat die Form eines Säulchens von quadratischem Umriß. Die Kanten dieses Säulchens sind abgerundet und konvergieren nach dem Innern des Auges unbedeutend. Wenn auch dieser Körper wie der Zapfen den Eindruck eines einheitlichen erweckt, so ist er nicht so; denn bei näherer Betrachtung erkennt man, daß 4 kongruente Stücke an seinem Aufbau beteiligt sind. Die distale Grundfläche der Krystallkegel fand ich zumeist entweder in Form von 4 Buckeln vorgewölbt oder an vier Stellen eingedrückt. Eine Durch-

sicht meiner Präparate daraufhin ergab, daß das erstere vornehmlich an Dunkelaugen, das letztere bei Lichtaugen zutrifft. In den seltensten Fällen sah ich die Grenzflächen der Krystallkegel einfach vorgewölbt, einfach eingedrückt überhaupt niemals. Der Inhalt des Krystallkegels scheint auf den ersten Blick an untingierten Schnitten überall gleich wasserhell und stark lichtbrechend zu sein; doch Tinktionen belehren eines Besseren. An gefärbten Schnitten gewahrt man, daß nur der mittlere, allerdings größere Teil des Kegels den obigen Charakter aufweist. Diesem Teile aber liegt oben und unten eine Zone mit höchst feinkörnigem, leicht tingierbarem Inhalt an. Eine deutliche Körnchenreihe bezeichnet die Grenze zwischen jedem der beiden Randstücke und dem Mittelstücke; es macht auf mich den Eindruck, daß dieses älter, jene beiden jünger seien und das Mittelstück aus sich allmählich hervorgehen lassen.

Auf den Krystallkegel folgt proximal das bereits erwähnte Stielende der Krystallzelle. Es ist in seinem oberen Teile verbreitert und umfaßt den Kegel wie ein Kelch. Hier zeigt es auch völlige Übereinstimmung in der Färbbarkeit mit dem Zapfen, während das andere, fadenförmig ausgezogene Ende den Farbstoffen weniger gut zugänglich ist. In welchem Niveau auch immer die Krystallzellen quergeschnitten werden, überall erweisen sie sich zu vieren eng aneinandergeschlossen. Ihr distaler und proximaler Teil, sowie der Krystallkegel werden von einer einheitlichen Zellmembran umschlossen und weil diese gar zu dünn ist und dem Kegel ohne Dazwischentreten von Plasma eng anliegt, erscheinen Zapfen und Stiel als zwei getrennte Stücke. Dem ist in Wirklichkeit nicht so, denn sie gehören als eine Zelle, die in ihrem Innern den Kegel absondert, zusammen.

Die Geschichte der Krystallzellen des Fazettenauges reicht so weit zurück als die Geschichte des ganzen Organs überhaupt. Allerdings waren es anfangs nur die Krystallkegel, die man wiederholt beobachtete. Zuerst sind sie Leeuwenhoek (1695, p. 476) aufgefallen. Swammerdam, Schäffer, Cavolini und Cuvier haben wiederholt bei Untersuchungen von Fazettenaugen auf sie aufmerksam gemacht. Es ist, wenn man die Literatur weiter verfolgt, kaum erklärlich, wie sie Marcell de Serres und seine Zeitgenossen ganz übersehen konnten, so daß es einer neuen Entdeckung dieser Gebilde durch Johannes Müller (1826, p. 345), dessen scharfer Beobachtungsgabe kaum etwas verborgen blieb, bedurfte. Dieser Forscher war es zugleich, der auch ihr allgemeines Vorkommen in den Fazettenaugen sicherstellte. Doch mehr als den Krystallkegel hat auch Müller nicht gesehen. Erst Will (1840, p. 13) war es, der mit Sicherheit bei *Palaemon* von einer weichen Masse vor und hinter dem Krystallkegel berichtete; auch das fadenförmig ausgezogene Ende der letzteren war ihm bekannt, nur hielt er es für einen Nerven. Ferner wußte er auch, daß der Krystallkegel vierteilig ist. Auch Gottsche (1852, p. 484) wies auf jenen verschmolzenen Stiel, »die Sehnervenfaser« hin. Er zählte aber überdies zu dem bis dahin erkannten Krystallkörper noch den Zapfen, den er beim *Astacus* genz richtig darstellte und wegen seiner Form als »Warze« bezeichnete, hinzu. Von dem »prismatischen Körper« (unserem Krystallkegel) wußte er bereits, daß er ein oberes, durch eine feine Linie getrenntes Randstück trage. Das untere Grenzstück scheint er nicht unterschieden zu haben, obgleich er die buckelförmigen Vorragungen desselben erwähnt. Leydig (1855, p. 416) kam in diesem Punkte nicht so weit wie Gottsche. Nicht nur, daß er die Form des Zapfens nicht erkannte, er wußte sich die »spitze Warze« überhaupt nicht zu erklären, wenngleich er 4 kernartige Bildungen über dem Krystallkegel entdeckte; er hat sie als Kerne der Krystallzellen nicht erkannt. Da ihm in manchen Fazettenaugen die untere Grenzlinie des Kegels entging, nahm er an, daß dieser letztere unmittelbar in den dahinterliegenden Teil übergehe. Die von allen Autoren seit Will beobachtete Vierteiligkeit der Krystallkörper bewog Claparède (1860, p. 194), die von Leydig entdeckten kernartigen Bildungen über dem Kegel zu diesem in nähere Beziehung zu bringen. Über Anregung seines Freundes Semper untersuchte er eine große Anzahl von Kruster- und Insektenaugen und fand, daß tatsächlich überall über jedem Krystallkegel 4 große Kerne ruhen, die er fortan die Semper'schen nannte. Seine entwicklungsgeschichtlichen Studien belehrten ihn weiters, daß jene 4 Kerne eigenen Zellen angehörten und daß diese letzteren »als Bildungszellen der Krystallsegmente aufzufassen sind«. Allerdings nahm er aber irrtümlich an, daß diese Zellen im allgemeinen zugleich auch die Cornea bilden. Diesem Umstande ist es auch wohl zuzuschreiben, wenn von verschiedenen späteren Autoren mitunter die Corneazellen als Semper'sche Zellen bezeichnet werden.

Dies ist durchaus unzulässig, seitdem wir wissen, daß die Cornea ihre eigenen Bildungszellen hat. Wer übrigens die Präparationsmethoden Claparèdes einerseits und die Hinfälligkeit der Corneazellen anderseits kennt, muß einsehen, daß es sich bei den Semper'schen Kernen nur um Krystallzellkerne gehandelt haben kann. Dafür spricht auch die ausdrückliche Betonung der 4-Zahl und der Hinweis auf die diesbezüglichen Befunde Leydig's seitens jenes Autors. Schultze (1868, p. 10) erkannte bereits auf Grund seiner gelungenen Macerationspräparate speziell auch an *Palaemon,* wie weit die Krystallzellen proximal reichen; es war ihm auch bekannt, daß dieses Ende der Zellen keinen nervösen Charakter trage. Besonders gefördert wurde die Frage der Krystallzellen durch Greenacher (1879). Dadurch, daß dieser Forscher seine Untersuchungen auf eine möglichst große Basis stellte, kam er zur Einsicht, daß das Verhalten dieser allgemein vorkommenden Zellelemente ein doch verschiedenartiges sei. Dies veranlaßte ihn zu einer Einteilung sämtlicher zusammengesetzter Augen nach drei Typen. Er unterschied eucone, acone und pseudocone Augen. »Während«, so schreibt er (p. 88) »beim aconen Auge die vier hinter der Fazette gelegenen und sie abscheidenden Zellen zeitlebens als solche persistieren, beim euconen aber außer der Fazette noch die aus ebensoviel Segmenten, als Zellen vorhanden sind, bestehenden Krystallkegel aussondern, scheiden die vier Krystallzellen beim pseudoconen Auge eine weiche, halb oder ganz flüssige Substanz aus, die, zusammengehalten durch trichterförmig gestaltete Hauptpigmentzellen, funktionell dem Krystallkegel zu vergleichen ist. Sie ist aber vor den Zellen gelegen, durch deren Tätigkeit sie entstanden ist, zwischen denselben und der Fazette. Die Kerne jener Zellen, die man als Semper'sche bezeichnet, liegen demnach nicht, wie bei den anderen zusammengesetzten Augen, der Fazette stark genähert, sondern in einem oft erheblichen Abstande von ihr abgerückt.« Diese Einteilung ist bis auf den heutigen Tag beibehalten worden und ihr zufolge gehören die Augen von *Palaemon* dem euconen Typus an. Was aber im Besonderen die Beschreibung der Krystallzellen aus dem Auge von *Palaemon* seitens Greenacher's betrifft, muß ich zunächst erwähnen, daß ihm die Kerne derselben entgangen sind. Ferner nahm er an, daß der Krystallkegel aus zwei Teilen, einem kurzen distalen und einem längeren proximalen, die voneinander ziemlich weit entfernt liegen sollen, bestehe. Dies trifft natürlich nicht zu. Seine Ansicht endlich, daß bei *Palaemon* die Semper'schen Zellen, die nach seiner Darstellung nichts anderes als Corneazellen sind, Cornea und zugleich Kegel ausscheiden, ist ebenfalls eine irrige, da wie wir wissen für jedes jener beiden Elemente eigene Mutterzellen bestehen. Bei Patten (1886, p. 627) finden wir seit Gottsche zum ersten Mal wieder eine richtige Beschreibung des vierteiligen Zapfens als distalen Bestandteiles der Krystallzellen mit den vier in den Ecken des quadratischen Grundrisses liegenden Kernen, darauf folgt proximalwärts der ebenfalls aus vier Stücken bestehende Krystallkegel. Den proximalen Bestandteil der Krystallzellen hat Patten nicht richtig erkannt, obgleich dieser von Schultze bereits richtig beschrieben worden war. Außerdem verfiel er in den Irrtum, daß er am Krystallkegel ein Netz von Nervenendigungen feinster Art gesehen haben wollte und daher diesen Teil als den lichtperzipierenden ansah; er nannte auch deshalb die Krystallzellen Retinophoren. Auf denselben irrigen Standpunkt stellte sich Szawinska (1890, p. 554). Aus Exner's (1891) Untersuchungen möchte ich eine bemerkenswerte Notiz über die Endflächen der Krystallkegel hier wiedergeben. »Freilich«, so heißt es dort (p. 82), »sieht man an vielen Präparaten die brechenden Flächen derselben nicht kugelig gekrümmt, sondern mit vier, den vier Stücken angehörigen, kuppeligen Wölbungen versehen. Da man aber anderseits schöne kugelige oder hyperbolische Endflächen sieht (vgl. zum Beispiel Fig. 46, 47, 50, 55 der Taf. V) und man derartige Differenzen im Baue sonst ähnlicher Augen nicht wohl annehmen kann, so wird man eines der Bilder für Kunstprodukt halten müssen, umsomehr, als wir ja die starke Quellbarkeit schon kennen. Dann kann es aber keinem Zweifel unterliegen, welches das Kunstprodukt ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß jedes der vier Stücke für sich quillt, und demnach für sich Kuppen bildet, es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß vier Kuppen so verschmelzen daß sie eine schöne Rundung bilden und gerade an der optischen Axe das Maximum der Länge zeigen, oder daß sie, wie das an anderen Augen vorkommt, mit einer gemeinschaftlichen Grundfläche abschließen.« An der starken Quellbarkeit der Kegel ist durchaus nicht zu zweifeln. Oft bemerkte ich selber ganz übertriebene Bildungen am Ende dieser Körper, wie

langausgezogene, wurstförmige Fortsätze. Diese sind gewiß auf Quellung zurückzuführen. Der Umstand aber, daß selbst solche Abnormitäten ebenso wie die sanften Vorwölbungen gerade in meinen Dunkelaugenpräparaten aufzufinden waren, während umgekehrt ausgehöhlte Kegel zumeist in Lichtaugen auftraten, oder daß ich des öfteren im Mittelfelde eines Lichtauges die distale Endfläche der Kegel konkav gefunden habe und zugleich bemerkte, daß diese Konkavität gegen den Rand des Fazettenauges von Omma zu Omma allmählich in eine Konvexität übergehe, so daß die Randommen ausgesprochen konvexe Kegel zeigten, ließ in mir die Vermutung aufkommen, ob nicht etwa doch die Stärke des Lichtes, beziehungsweise die Dunkelheit auf den osmotischen Druck in den Krystallkegeln Einfluß nehmen. Sicher entscheiden konnte ich diese Frage allerdings nicht. Parker (1890, 91, 95) läßt bei den von ihm untersuchten Dekapoden, unter denen sich auch *Palaemon* befindet, die vier Krystallzellen des Ommas proximal bis an der Basalmembran enden. Er nimmt demnach die vier zu feinen Fäden ausgezogenen Enden dieser Zellen viel länger an als Schultze. Ich habe indessen die Krystallzellen nicht weiter verfolgen können als dieser letztere Autor und glaube deshalb, daß er im Recht ist. Im übrigen stellt Parker den vierteiligen Krystallkegel als einheitliches Gebilde mit konvexen Endflächen dar. Auf die Differenzierung des Inhalts der Kegel geht er nicht näher ein. Wiewohl Rosenstadt (1896, p. 752) den Bau des Auges von *Palaemon* ganz kurz berührt, macht er doch eine erwähnenswerte Bemerkung, die zum ersten Male den Irrtum Greenacher's, demzufolge er, wie oben bereits erwähnt, das glashelle distale Ende des Krystallkegels von dem proximalen durch einen längeren protoplasmatischen Teil getrennt wissen wollte, richtigstellte. »Dieser Abschnitt ist,« so schreibt Rosenstadt, »wie ich mich an meinen Präparaten überzeugt habe, nicht protoplasmatischer Natur, sondern gehört zum Krystallkegel selbst, an dem in vielen Fällen die erwähnte Trennung überhaupt nicht nachweisbar war. Wo aber die Trennung wahrzunehmen war, so war sie nur durch feine Trennungslinien angedeutet.« Die Richtigkeit dieser Worte kann ich nach meinen Untersuchungen vollauf bestätigen. Am ausführlichsten hat bisher Schneider (1902, p. 485) die Krystallzellen von *Palaemon* beschrieben. Da ich in einigen Punkten zu etwas anderen Resultaten gekommen bin als er, will ich die betreffende Stelle seiner Beschreibung hier wörtlich zitieren: »Distal in den Kegeln, dicht unter den Corneazellen, liegen die Kerne. Sie finden sich an der seitlichen Kante, im Umkreis des kurzen Endzapfens, der zwischen die Corneazellen eindringt und sind oft stark geschrumpft und dann schwer nachweisbar; in anderen Fällen treten sie deutlicher hervor. Sie haben, ganz wie die Corneakerne, die Form dünner quer liegender Spindeln, die ziemlich arm an Nucleom sind. Der angrenzende Kegelteil bildet das kleine distale Krystallstück, das sich in den Zapfen auszieht und basal vier konvexe Flächen, entsprechend jedem Conomer, zeigt. Das Krystallstück schwärzt sich leicht und färbt sich mit Toluidin blau; es besteht aus einer homogenen, stark lichtbrechenden Masse. Darunter folgt ein schmales, feinkörniges Stück, das sich nur schwach färbt; darauf das große proximale Krystallstück, das oben und unten glatt abgestutzt ist und sich färberisch und strukturell wie das distale Stück verhält. Der basale Kegelabschnitt, der alle genannten um reichlich das Doppelte an Länge übertrifft, ist sehr fein gekörnt, färbt sich nicht und verjüngt sich allmählich gegen das Rhabdom hin; sein unterer verdünnter Teil ist als Stiel zu bezeichnen.« Wohl erkannte Schneider das distale Ende der Krystallzellen als Zapfen richtig, nur hat dieser nicht die Form, die er ihm in seiner Zeichnung gibt. Allerdings habe auch ich an vielen Ommen Zapfen von der Form niedriger, stumpfer Kegel angetroffen wie Schneider, glaube aber, daß sie eine Folge geneigter Schnitte waren. Bei der starken Krümmung des Auges ist ja leicht einzusehen, daß von den ganzen Schnittserien nur eine ganz beschränkte Zahl, streng genommen kaum eine Fazettenreihe median getroffen wird und somit die von mir dargestellte Form des Zapfens sehr selten vorzufinden ist. Aus diesem Grunde ist sie auch, so glaube ich, Schneider und allen Autoren vor ihm bis auf Gottsche (1852, Fig. 3) entgangen. Die Auffindung der Kerne der Krystallzellen bereitete mir durchaus keine Schwierigkeiten; die einfache Kernfärbungsmethode mit Delafield'schem Hämatoxylin in stark verdünnter Lösung lieferte mir nach 15—20 Stunden Bilder von bester Klarheit. Weder aus den Worten Schneider's noch aus der beigegebenen Figur habe ich entnehmen können, ob er die gekrümmte und plattgedrückte Form jener Kerne erkannt hat; denn werden diese Kerne quer geschnitten,

dann präsentieren sie sich nicht so wie dort in Fig. 426 *A*, sondern so wie in Fig. 37 und 48 meiner Tafeln V und VI. Wohl aber kann auch die von Schneider dargestellte Form, und zwar an dickeren Schnitten beobachtet werden; es geschieht nämlich dann oft, daß die kongruenten Hälften der Kerne übereinander zu liegen kommen. Man überzeugt sich am besten von der Richtigkeit dieser Auffassung durch Heben und Senken des Tubus. Mit der weiteren Einteilung der Abschnitte der Krystallzellen seitens jenes Autors kann ich mich nicht einverstanden erklären, denn das sogenannte distale Krystallstück kann nach meiner Auffassung vom Zapfen nicht getrennt werden, da es sich von diesem weder durch innere Struktur, noch bei der Färbung unterscheidet. Es zeigt auch nicht immer basal konvexe Flächen, sondern auch konkave; dies richtet sich ganz nach dem Verhalten des Krystallkegels. Ein darauf folgendes schmales feinkörniges Stück habe auch ich unterscheiden können, doch gerade an diesem habe ich entgegen Schneider gute Tinktionsfähigkeit beobachtet. Daß endlich »das große proximale Krystallstück«, worunter wohl nichts anderes als das Mittelstück des Krystallkegels zu verstehen ist, färberisch und strukturell gleich sein soll dem distalen, habe ich nicht bemerkt; im Gegenteil, dieser Teil der Zelle sticht am deutlichsten gegen alle anderen ab. Daß analog dem dünnen feinkörnigen Stücke am distalen Ende des Kegels ein gleiches auch an dem proximalen Ende desselben liegt, wird dort nicht erwähnt.

Die Retinula.

(Taf. II, Fig. 8 *i*, *j*, Fig. 18, 19, 20, Taf. III, Fig. 25, 26, 27, Taf. IV, Fig. 29, Taf. V, Fig. 37, 44, 45, 46, Taf. VI, Fig. 47, 48, 55, 56 *B*; *RC*.)

In Fortsetzung des Stieles der Krystallzellen erscheint ein spindelförmiges Gebilde, das Rhabdom (Taf. II, Fig. 18, 19, 20, Taf. III, Fig. 25, 26, 27, Taf. IV, Fig. 29, Taf. V, Fig. 37, 44, 45, 46, Taf. VI, Fig. 47, 48, 55, 56 *B*), umgeben von 8 Ganglienzellen, den Retinulazellen, von denen 7 in ungefähr gleichem Niveau das Stielende der Krystallzellen und den Scheitel des Rhabdoms umgreifen (Taf. II, Fig. 20, Taf. III, Fig. 26, Taf. V, Fig. 37, 44, 46, Taf. VI, Fig. 47, 48, 55 *RC*), während die achte stets tiefer seitlich vom Rhabdom liegt (Taf. V, Fig. 37, 46, Taf. VI, Fig. 47, 48 *RCR*). Die ersteren machen den Eindruck von wohlentwickelten Ganglienzellen, haben einen keulenförmigen Zelleib mit homogenem Plasma; in ihrem distal verdickten Ende ruht je ein ellipsoider Kern mit großen sternförmigen Nucleombrocken, deren Fortsätze untereinander anatomosieren (Taf. III, Fig. 22, 23, 24, Taf. V, Fig 37, Taf. VI, Fig. 48 *RCN*). Proximalwärts nimmt die Dicke dieser Zellen allmählich ab; sie gehen in Nervenfaserzüge über, die in Form dichter Fibrillenbündel herabziehen (Taf. V, Fig. 46, Taf. VI, Fig. 47 bringen dies etwas schematisch zum Ausdruck). Die achte Retinulazelle hat im Gegensatz zu den anderen sieben ausgesprochene Spindelform; ihr Plasmaleib ist kaum merklich. Dagegen tritt der kugelige Kern mit wenigen, groben Nucleolen deutlich hervor (Taf. III, Fig. 22, 23, 24, Taf. V, Fig. 37, Taf. VI, Fig. 48 *RCRN*). Auch von dieser Zelle geht eine Nervenfaser, allerdings unvergleichlich in ihrer Feinheit mit denen der anderen Retinulazellen, nach unten ab, ohne daß sie jedoch irgendwo das Rhabdom berührt, weil überhaupt die ganze Zelle durch den Zellleib der anderen von diesem seitlich abgerückt erscheint. Ich fasse sie, wie es bereits andere Autoren bei anderen Dekapodenaugen gemacht haben, als rudimentäre Retinulazelle auf.

Was ist nun das Rhabdom? Diese, wie mir scheint, heikelste Frage im Baue des Omma soll im folgenden näher beleuchtet werden. Die von den 7 Retinulazellen kommenden Nervenfaserzüge verteilen sich äußerst regelmäßig in Form eines spindelförmigen Raumnetzes. Denkt man sich dieses Netz nach Quadranten eingeteilt, so entfallen auf 3 solche Quadranten je ein Paar von Nerven, auf den vierten aber, da die achte Retinulazelle, die rudimentäre, unbeteiligt bleibt, bloß ein Nerv mit seinem Fasersystem, das ist jener der 7. Retinulazelle; diese letztere hat somit gleichsam die Aufgabe, 2 Zellen zu ersetzen; sie ist auch, wie man sich leicht an Querschnitten (Taf. II, Fig. 20, Taf. V, Fig. 44, Taf. VI, Fig. 55) überzeugen kann, größer als die übrigen 6. Von diesen Fasersystemen gehen zahllose Büschel von Nervenfibrillen in das Innere des Raumnetzes axial ab. Die Fibrillen eines Büschels sind gewissermaßen zusammengebacken, so daß sie den Eindruck von Plättchen erwecken. Die einem gemeinsamen Faserpaar angehörenden

Büschel liegen in gleicher Höhe eng nebeneinander, die des benachbarten, um denen des vorigen gewissermaßen nicht im Wege zu sein, um $^{1}/_{4}$ der Dicke höher, die des darauffolgenden wieder um $^{1}/_{4}$ der Dicke höher als die vorigen und das Büschel des siebenten Fasersystems endlich noch um $^{1}/_{4}$ der Dicke des letzten Paares höher, so daß wir jetzt um die Peripherie des Raumnetzes einmal ganz herum, wieder bei dem ersten Fasersystempaar angelangt sind. Dieses gibt abermals ein Büschel (Plättchen-)paar, das also um die ganze Dicke des ersten höher liegt und demzufolge unmittelbar an dasselbe anschließt, ab. Jetzt wiederholt sich der Vorgang von neuem, ungefähr 20mal in der Länge des Rhabdoms. Ich bin zu dieser Anschauung von dem Aufbau des Rhabdoms durch das Studium meiner stark vergrößerten Mikrophotogramme gelangt (Taf. II, Fig. 18, 19, und Taf. IV, Fig. 29). Man sieht deutlich, daß nie mehr als 2 eng nebeneinander liegende Plättchen in gleichem Niveau liegen; die des benachbarten Quadranten sind schon um eine Spur höher, beziehungsweise tiefer gerückt. Aus dieser Anordnung der Plättchen erschließe ich weiter, daß sie im Innern des Raumnetzes wendeltreppenartig gelagert sind.

Es erübrigt noch die Frage, wie weit sie axialwärts reichen. Dies ist sehr schwer zu sagen, doch glaube ich in der Annahme nicht irre zu gehen nach dem, was ich an einem meiner Präparate beobachtet habe, daß die Fibrillenbüschel weiter als zur Achse der Spindel reichen.

Die Entdeckung des Rhabdoms greift eigentlich auf Leydig (1855, p. 408, 409) zurück, der in dem vom optischen Ganglion ziehenden Nervenstrang ein Stück von besonderer Differenzierung erkannte. Er ging auf dieses Gebilde allerdings nicht näher ein, sondern fand sich mit der bloßen Bezeichnung desselben als »Nervenstab« ab und verfiel in den Irrtum, ihn mit dem Krystallkegel als Eins aufzufassen. Dieser Anschauung traten Claparède (1860, p. 203) und M. Schultze (1868, p. 11) entgegen; beide schieden Krystallkegel und Rhabdom, dem der letztere Autor die Bezeichnung »Sehstab« beilegte, scharf auseinander. Beide Forscher sahen auch die Retinulakerne; Claparède zählte ihrer sogar ganz richtig 8 und vermutete, daß sie den das Rhabdom abscheidenden Zellen angehören. Schultze war dagegen die Bedeutung dieser Kerne nicht ganz klar; dafür aber kam er in der Erkenntnis des »Sehstabes« weiter. Es ist erstaunlich, was alles er mit den damaligen dürftigen Mitteln der mikroskopischen Technik entdeckt hatte. Er wußte bereits, daß das Rhabdom Plättchenstruktur besitze und daß diese auf 4, beziehungsweise 8 Systeme zurückzuführen sei. Allerdings stellte er sich ein jedes dieser Systeme als eigene Spindel vor, in welcher die Plättchen mit stark quellender Zwischensubstanz abwechseln sollten. Die Retinulazellen blieben ihm verborgen, obgleich er ihre Kerne sah. Irrig war seine Auffassung dahin, daß Längsfasern von Nerven im Innern des Rhabdoms statt außen auf demselben verlaufen sollten. Er ahnte aber bereits ganz richtig, daß in jenen Plättchen oder ihrer Zwischensubstanz der Ort der Lichtperzeption gelegen sei. Einen weiteren Fortschritt machte die Kenntnis der Retinula durch Greenacher (1874, 1879), der als erster mit Bestimmtheit nachwies, daß das Rhabdom ein Produkt mehrerer Zellen sei. Die Kerne in dessen nächster Nähe, die auch andere vor ihm gesehen hatten, aber nicht recht deuten konnten, da sie die zu ihnen gehörigen Zellen nicht fanden, erkannte er richtig als Kerne der Rhabdombildner; allerdings glaubte er irrtümlich, daß sie das Rhabdom sezernieren. Er stellte bei ihnen die 7-Zahl als Regel auf. Das Rhabdom und seine Bildungszellen faßte er unter dem Namen Retinula zusammen. Eine Erklärung für die Plättchenstruktur des Rhabdoms hat auch Greenacher nicht geben können. Carrière (1881, p. 168) kam über die von dem letztgenannten Forscher gemachten Angaben nicht hinaus. Erst Patten (1886, p. 629) machte eigentlich den Anfang, das schwierige Problem der Plättchenstruktur des Rhabdoms zu lösen. Zunächst bestritt er die Ansicht Greenachers, daß das Rhabdom von den Retinulazellen sezerniert werde. Allerdings kam er wieder zu einen anderen irrigen Auffassung, da er glaubte, daß es eine Fortsetzung des Stieles der Krystallzellen sei. Das *Paeneus*-Auge als Typus für Dekapodenfazettenaugen besonders eingehend behandelnd, sagte er über das Rhabdom speziell etwa Folgendes: Das »pedicell«, wie er es nennt, ist ein säulchenförmiger, hyaliner Körper, der an jedem Ende einen Pyramidenaufsatz trägt. Schon dort, wo der Stiel der Krystallzellen in das Rhabdom übergehe, bemerke man, daß es sich aus immer kürzer werdenden Querstücken aufbaue, die schließlich in ganz dünne Plättchen übergehen. Gegen die

Mitte des Rhabdoms nehmen jene Platten wieder an Dicke zu. Ihr Querschnitt sei stets rechteckig und man sehe an ihnen Fibrillen, die bei den einen Platten parallel zur Längsseite, bei anderen wiederum zu der Breitseite des Rechteckes verlaufen. Im ersteren Falle nennt er die Plättchen primär, im letzteren sekundär. Beide wechseln miteinander ab. Die primären Platten nehmen vor und hinter der langen Mittellinie des Rechteckes an Dicke ab, so daß ihr Längsschnitt eine Ellipse ist. Die sekundären Platten sind gerade dort, wo die ersteren dünn sind, dick und an der Stelle der größten Dicke jener am dünnsten; sie erscheinen demnach von oben und unten ausgehöhlt; in diese konkaven Endflächen passen die vorgewölbten primären Platten gerade hinein. Eine jede sekundäre Platte soll weiters aus 8 Keilen zusammengesetzt sein. Patten glaubt, daß im Leben die einzelnen Stücke scharf begrenzten streng geometrischen Körpern ähnlich aussehen. Über den Enden der primären Platten erstrecke sich auf der einen Seite des »Pedicells« die eine der 7 Retinulazellen herab, ihr diametral gegenüber 2 solche und an den übrigen 2 Seiten des Rhabdoms ebenfalls je 2; alle zeigen zahlreiche Querfalten; ob diese aber mit der Plättchenstruktur des Rhabdoms in irgend welchem Zusammenhange stehen, das konnte Patten nicht ermitteln. Wie Schultze war auch er der irrigen Ansicht, daß Nervenfasern im Innern des »Pedicells« verlaufen und Fibrillen in die primären und sekundären Plättchen abgeben. Durch diese Entdeckung wollte höchstwahrscheinlich Patten das, was Schultze über den Sitz der Lichtperzeption als bloße Vermutung ausgesprochen hatte, realisiert sehen.

Daß sich das Rhabdom nicht so aufbaut, wie es Patten geschildert hat, braucht hier nicht erst wieder auseinandergesetzt zu werden, da jener Autor seit langem bereits widerlegt worden ist. Nur deshalb scheint mir seine Arbeit in diesem Punkte nicht uninteressant, weil er zum erstenmale mit Neurofibrillen in den Plättchen des Rhabdoms kam, die doch heutzutage kaum bestritten werden können. Andere fassen zwar die Entdeckung Patten's als ein Produkt seiner regen Phantasie auf, weil er auch an anderen Stellen des Omma Neurofibrillen nachgewiesen haben wollte, wo solche, wie Nachuntersuchungen ergaben, absolut nicht vorkommen.

Ein anderer, der die komplizierte Retinulafrage zu lösen versuchte, war Parker (1895, p. 17). Nach seiner Darstellung ist das Rhabdom bei *Astacus* ebenfalls spindelförmig wie bei *Palaemon*, doch trage es an seinem distalen Ende eine knopfförmige Verdickung und zeige unmittelbar unter dieser eine Knickung. Es bestehe aus horizontalen Platten. Jede dieser Platten soll durch eine, stets mitten durch die Längsachse des Rhabdoms gehende Ebene in 2 Halbplatten zerlegt werden. Die Teilungsebenen je zweier übereinander liegender Platten aber fallen nicht zusammen, sondern kreuzen sich unter rechten Winkeln, so daß zweierlei mit einander alternierende Schichten von Halbplatten entstehen. Diese Platten werden der Hauptmasse nach von der Substanz der 7 Retinulazellen gebildet; eine achte solche Zelle bleibe rudimentär. Jene ersteren versorgen aber überdies auch die Platten mit Neurofibrillen, und zwar so, daß 2 nebeneinander liegende Halbplatten von 4, die darüber querliegenden von 3 Retinulazellen ihre Neurofibrillen erhalten. Der Anteil einer Retinulazelle an einer solchen Halbplattenschichte ist somit gleich einer Viertelplatte; nur eine einzige von den Retinulazellen stehe bloß mit Halbplatten im Zusammenhange. Über den Fibrillenverlauf im Innern des Rhabdoms sagt Parker folgendes (p. 18): »The fibres, as may be seen in the figures given, are always unbranched; of their two ends, one is buried in the retinular cell and the other usually reaches the division-plane between the two half-plates. Not infrequently fibres are seen that are not so long as this; I am uncertain whether these are really short ones, or of normal length but only partially stained (cf. Fig. 24). Occasionaly some seem to pass through the division-plane and extend as rather delicate processes into the adjoining half-plate (Fig. 24); this I am inclined to regard as the result of the spreading of the silver from the deeply colored fibres of one half-plate to a few in the adjoining half-plate and not due to the penetration of fibres from of one half-plate in another.« Parker glaubt somit nicht, daß die Neurofibrillen einer Halbplatte, beziehungsweise Viertelplatte in die gegenüberliegende eindringen, sondern daß sie höchstens die Trennungslinie, mitunter auch nicht einmal diese erreichen. Hesse (1901, p. 435) hat Parker's Auffassung des Rhabdoms etwas modifiziert. Speziell über *Palaemon* sagt er folgendes: »Am meisten zeigen mir meine Präparate von *Palaemon*. Hier erkennt man zunächst an

Längsschnitten (Fig. 88*a* und *b*) durch die Retinula jene merkwürdige Schichtung, die bei den Krebsen schon lange bekannt ist und von Max Schultze als Plättchenstruktur gedeutet wurde. Die Schichten sind jedoch etwas ungleichmäßig: es wechseln dunklere und hellere Lagen und die dunkleren Scheiben reichen seitlich bis an die Sehzellen und sind dort dicker als in der Mitte, so daß die Ansatzstellen zweier Nachbarscheiben sich berühren; die helleren erscheinen in der Mitte dicker und schärfen sich seitlich zu, wie das Fig. 88 zeigt. Die Dicke der Schichten variiert bei den verschiedenen Ommen (Fig. 88*a* und *b*). An dünnen Längsschnitten erkennt man den faserigen Bau der dunklen Schichten; die Fasern stehen im allgemeinen senkrecht zum Zellrand und reichen bis zur Mitte der Schicht; am Rand selbst hat jede Faser eine kleine Verdickung, ein Knöpfchen, so daß eine aus solchen Knöpfchen zusammengesetzte Linie die Zelle axial zu begrenzen scheint, und dann kommt eine breite Schaltzone, von zahlreichen Fibrillen durchsetzt, deren jede in der Verlängerung einer Rhabdomfaser steht: ein Verhalten, wie wir es schon oft fanden. Die Fortsetzung der Fibrillen im Zellkörper ließ sich nicht verfolgen, doch kann man in diesen Andeutungen längsverlaufender Fibrillen deutlich wahrnehmen. Im ganzen haben wir das Bild eines Stiftchensaumes, in dem die Stiftchen zu einzelnen Bündeln zusammengefaßt sind. Bei gegenüberliegenden Zellen entsprechen sich diese Stiftchenbündel. — Die helleren Schichten sind nichts anderes als Querschnitte durch solche Stiftchenbündel; man erkennt daher in ihnen sehr viele engstehende Punkte, die Querschnittbilder der Stiftchen. Diese Bündel alternieren mit denen, deren Stiftchen durch den Schnitt längsgetroffen werden. Querschnitte durch die Retinula (Fig. 89) geben entsprechende Bilder: um das abgerundet vierseitige Rhabdom gruppieren sich die sieben Retinulazellen ohne bestimmte Regelmäßigkeit; von jeder Zelle sieht man Fasern (Stiftchen) ausgehen, die senkrecht zu der betreffenden Rhabdomkante verlaufend etwa bis in die Mitte des Rhabdoms reichen; die Fasern müssen sich dementsprechend unter rechten Winkeln kreuzen. Da der abgebildete Schnitt auf der Grenze zweier Schichten liegt, sieht man an ihm die Kreuzung und Übereinanderlagerung der Stiftchen. Auch hier erkennt man an jedem Stiftchen das basale Knöpfchen und jenseits desselben die Schaltfibrille.« Endlich hat auch Schneider (1902, p. 485) die Retinula aus dem *Palaemon*-Auge eingehend untersucht und beschrieben; er schließt sich Hesse ganz an, da er dessen Befunde in den feinsten histologischen Details bestätigen konnte.

Von allen diesen drei zuletzt genannten Autoren gebührt zunächst entschieden Parker ein großes Verdienst, weil er der erste war, der den richtigen Zusammenhang zwischen Retinulazellen und Rhabdom erkannte. Er war es auch, der zuerst eine vernünftige Erklärung für die schon lange vorher beobachtete Querstreifung des Rhabdoms gegeben hat. Im Speziellen aber ist seine Vorstellung vom inneren Baue des Rhabdoms nicht ganz einwandfrei. Er und Schneider nehmen außer den Neurofibrillen noch eine Zwischensubstanz im Rhabdom an, während Hesse die Ansicht vertritt, daß das Rhabdom bloß aus Neurofibrillenbüscheln aufgebaut sei. Ich schließe mich hierin vollkommen dem letzteren Autor an, da ich für eine Zwischensubstanz im Rhabdom absolut keinen Platz finde. Parker wurde wohl zu jener Anschauung dadurch verleitet, daß er seine Halbplatten zu dick annahm, während Schneider zwischen den Nervenbüscheln Lücken sah; auch ich habe mich von solchen an meinen Präparaten überzeugen können, glaube indessen, daß sie beim lebenden Tier nicht vorkommen. Hesse ist von den Platten Parker's ganz abgekommen und setzt an ihre Stelle keilförmige Fibrillenbüschel. Ob diese aber jene ausgesprochene Keilform besitzen, die er ihnen in seinen Figuren gibt, möchte ich in Anbetracht der Kompliziertheit des Baues des Rhabdoms bezweifeln. Viel natürlicher scheint mir Schneider die Sache in der seinem Texte beigegebenen Figur darzustellen. Doch bei allen drei Autoren muß ich in diesem Punkte eines bemängeln und das ist die Annahme, daß die opponierten Fibrillen in gleichem Niveau in das Innere des Rhabdoms eindringen sollen. Dies hat bei Parker zur Folge, daß er mit Rücksicht auf die Form der Halbplatten mit je zwei übereinanderliegenden um eine ganze Plattendicke höher rücken muß. Bei Hesse ist dies allerdings nicht nötig, da er den Neurofibrillenbüscheln, wie gesagt, Keilform gibt; diese Annahme nötigt, bloß eine halbe Fibrillenbüscheldicke als Differenz der einzelnen Niveaus seiner Stiftchenbündelpaare anzusehen. Nahezu desgleichen finden wir auch bei Schneider. Daß nun aber die Fibrillenplättchen am Aufbau des *Palaemon*-Rhabdoms nicht in der Weise Anteil nehmen, wie es Parker

für *Astacus* angegeben hat, ist leicht zu beweisen, da keine von den Rhabdomspindeln an der Oberfläche jene Zeichnungen erkennen läßt, die jener Autor dargestellt hat. Die Oberfläche erscheint nämlich nicht nach Halb-, sondern nach Viertelplatten gefeldert und jedes Viertelplattenfeld zeigt überdies eine feine, senkrechte Mittellinie. Die unmittelbar nebeneinanderliegenden Viertelplattenfelder liegen nie in einem Niveau, sondern sind um eine Spur verschoben. Parker hat die erwähnte feine Mittellinie gut beobachtet; er führte sie aber fälschlich auf eine Trennungsebene je zweier Halbplatten zurück; indessen bezeichnet sie die Grenze zwischen zwei zu einem Fibrillenbüschelpaar gehörigen primären Fibrillenbündeln, deren jedes auf eine Retinulazelle, beziehungsweise deren Nervenfaserzug zurückzuführen ist. Dies scheint mir übrigens auch Hesse nicht entsprechend gewürdigt zu haben. Schneider, der ebenfalls im Texte nichts hierüber sagt, kann dennoch an seiner bestgelungenen Textfigur 426 *B* nicht anders, als in einigen quergetroffenen Fibrillenbüscheln die primären Bestandteile darstellen. Hesse läßt seine Stiftchenbündel im Grunde genommen nach Quadranten die Rhabdomspindel zusammensetzen; das bedeutet allerdings einen großen Fortschritt gegen Parker, denn es geht damit Hand in Hand die Erkenntnis, daß die nebeneinanderliegenden Stiftchenbündel durchwegs eine Niveaudifferenz zeigen. Dagegen »entsprechen sich diese Stiftchenbündel«, wie er sagt, soweit es sich um zwei opponierte handelt; mit anderen Worten, solche sollen also in gleicher Höhe liegen. Dem ist nun aber nicht so; eine halbe Plättchendicke beträgt ihre Niveaudifferenz. Würden übrigens die Nervenfibrillenbündel im Innern des Rhabdoms einander so beigeordnet sein, daß zwei gegenüberliegende mit ihren Spitzen in der Längsachse der Spindel zusammenstießen, dann könnten am Medianschnitt die zwei über ihnen in gekreuzter Stellung liegenden und daher quergetroffenen niemals jenes Bild geben, wie es dort in Fig. 88 *a* und 88 *b* dargestellt ist; sie könnten höchstens Punkten gleichen oder gar nicht zum Vorschein kommen, wie dies schon richtiger die Fig. 88 *b* wiedergibt; sobald man aber das zugibt, dann muß man mit großen Lücken im Rhabdom rechnen. Wovon sollen aber dann diese ausgefüllt sein?

Aus meiner Auffassung der wendeltreppenartigen Anordnung der Fibrillenbündel, die mir als die einzig mögliche erscheint, folgere ich weiter, daß ein Rhabdom von seiner Oberfläche aus gesehen spiralig gedreht erscheinen muß. Und da kommen wir wieder zu einer Ansicht, die bereits den Pionieren auf diesem Gebiete, wie Gottsche (1852, Taf. XI, Fig. 3), Leydig (1855, Taf. XVII, Fig. 31) und Schultze (1868, Taf. I, Fig. 14, 15) eigen war. Auf den bereits vergilbten Tafeln der Publikationen dieser Autoren sehen wir jener spiraligen Drehung deutlichen Ausdruck verliehen. Es ist übrigens auch kein bloßer Zufall, daß Schneider (1902, Fig. 426 *B*) die einander opponierten Fibrillenbündel nicht in einer horizontalen, sondern in einer etwas geneigten Ebene dargestellt hat. Dies ist ein Zeichen, daß sich der Autor ziemlich genau an das mikroskopische Bild gehalten und ein Schematisieren möglichst gemieden hat. Meiner Auffassung zufolge stehen die Fibrillenbündel einander nicht im Wege; auch kann ich mir endlich nur nach ihr die zierliche Zeichnung des Rhabdoms in meinen Schnitten erklären.

Es verlohnt sich der Mühe, noch der Frage, ob der Retinulazellen im Omma 7 oder 8 seien, näher zu treten. Wie bereits oben erwähnt, war Claparède (1860) der erste, der auf die Zellen, welche den »Nervenstab« zusammensetzen, aufmerksam machte, obwohl er nur ihre Kerne sah. Er schreibt hierüber (p. 204): »Gleichwohl ist bei *Sphynx Euphorbiae* der Ursprung des Nervenstabes aus mehreren Zellen an einer Ansammlung von Kernen (Fig. 5 *b* und Fig. 6) leicht zu erkennen, die etwas oberhalb von der prismatischen Anschwellung regelmäßig angetroffen werden. Diese Kerne sind acht an der Zahl, wie man es bei starker Vergrößerung mit Sicherheit erkennen kann.« Greenacher (1879) vertrat im allgemeinen die 7-Zahl; nichtsdestoweniger konstatierte er bei *Macroglossa*, bei *Apis* und *Vespa* 8 Retinulazellen. Nach Carrière (1881, p. 135) sind 7 Retinulazellen für Insektenaugen Regel, bei Crustaceen fand er ihrer 5 oder 7. Patten (1886, p. 634) zählte bei *Paeneus, Palaemon, Galathea* und *Pagurus* 7; Reichenbach (1886, p. 93) kommt bei der Entwicklung des Flußkrebses auf 6—8, Herrick (1889, p. 167) bei der des *Alpheus* auf 7, Parker (1890) bei der des Hummers auf 8 solcher Elemente; bei niederen Krebsen läßt er (1891, p. 181) die Zahl zwischen 4 und 5 schwanken, bei höheren Krebsen nimmt er einschließlich einer rudimentären durchwegs 8 Retinulazellen an. Sieben solcher Zellen führt ferner

Szawinska (1891, p. 546) für *Astacus*, Johansen (1892, p. 460) für *Vanessa* an. Entgegen früheren Angaben von 7 Retinulazellen im *Astacus*-Auge weist Parker (1895, p. 15) ihrer dort 8 nach und bezeichnet eine als rudimentär. Zimmer (1898, p. 242) läßt für *Ephemeriden* die 7-Zahl gelten, ebenso Radl (1900, p. 578) für *Squilla* und endlich Schneider (1902, p. 485) für *Palaemon*.

Aus dieser kurzen Übersicht geht hervor, daß vornehmlich 7 Retinulazellen von den Autoren angeführt werden. Während alle übrigen Teile eines Omma stets zu zweien oder vieren schön regelmäßig einander zugeordnet sind, scheinen die Retinulazellen diese Regelmäßigkeit zu stören. Doch dem ist in Wirklichkeit nicht so; ich habe bereits oben erwähnt, daß sich Parker in zahlreichen Fällen für die Zahl 8, die viel eher dem Baue des ganzen Omma entspricht, entschlossen habe; ihm folgte Hesse (1901), Kirchhofer (1908), Dietrich (1909), Bedau (1911) und Johnas (1911), die insgesamt bei verschiedenen Arthropoden 8 Retinulazellen fanden; die 8-Zahl dürfte wohl auch die ursprünglichere sein.

Pigment, Tapetum und ihre Wanderung.

(Taf. II, Fig. 8*f*—*j*, Fig. 14, 16—19, Taf. III, Fig. 25, 26, 27, 28, Taf. IV, Fig. 29, Taf. V, Fig. 37, 41, 42, 44, 45, Taf. VI, Fig. 47, 48, 54—56 *PCE, PCI, T, T'*.)

Die pigmentführenden Elemente des Omma sind ihrem Inhalte nach zweierlei Art. Man unterscheidet solche, deren Pigmentkörnchen bei mikroskopischer Betrachtung dunkelbraun bis schwarz erscheinen, das sind die Pigmentzellen und wieder andere, deren Inhalt bei durchfallendem Licht lichtgelb und höchst feinkörnig, bei auffallendem Lichte aber hell silberglänzend erscheint; das sind die Tapetumzellen. Das Pigment der einen steht entweder zu den Krystallzellen als sogenanntes Irispigment, oder zur Retinula als Retinapigment in näherer Beziehung. Ich fasse das erstere als äußeres Pigment (Taf. II, Fig. 8*g*, Fig. 14, 17, Taf. III, Fig. 27, Taf. V, Fig. 37, 41, 42, Taf. VI, Fig. 47, 48, 54, 55 *PCE*), das letztere als inneres Pigment (Taf. II, Fig. 18, 19, Taf. III, Fig. 27, Taf. IV, Fig. 29, Taf. V, Fig. 37, Taf. VI, Fig. 47, 48, 56 *PCI*) auf.

Bei keinem der Elemente des Omma fällt es so schwer, die Zellnatur zu erkennen wie bei den Pigmentzellen. Von einer Zellmembran ist keine Spur vorhanden und den Kern macht das Pigment unsichtbar. Ich mußte stets entpigmentieren, um seine Lage und sein Aussehen kennen zu lernen. Der Kern der Pigmentzellen (Taf. III, Fig. 21, Taf. V, Fig. 37, Taf. VI, Fig. 48 *PCN*) zeigt eine typische Form; er ist oval, plattgedrückt und enthält 4—5 große Nucleombrocken. Von solchen Kernen habe ich je einen zu jeder Seite der Krystallzellen in einem tieferen oder höheren Niveau liegen gesehen und spreche ihn den sogenannten Irispigmentzellen zu. Es gehören der Kernzahl entsprechend demnach je 2 solche Zellen zu einem Omma. Etwas Genaueres über die Gestalt dieser Gebilde zu sagen, ist äußerst schwer, denn man sieht, wie gesagt, niemals den Zelleib, sondern nur das Pigment und bloß aus dem Verhalten desselben bei jeweiligen Lichtverhältnissen und der veränderlichen Form, die es denselben entsprechend annimmt, lassen sich eventuell Schlüsse auf die Form der ganzen Zelle ziehen. Am besten ist es, von einem Auge auszugehen, das einem Tiere angehört, welches längere Zeit, etwa 2 Stunden, im Dunklen gehalten wurde. Ein solches Tier aus dem Dunkel gebracht, zeigt zum Unterschiede von einer normalen Crevette pechschwarze Augen, sogenannte Dunkelaugen. Im Innern des Auges sieht man in jedem Omma (Taf. V, Fig. 37 *PCE*) ein dunkelbraunes bis schwarzes Rohr, das die Krystallzellen in der Länge der Kegel umgibt. Am basalen Ende desselben liegt jederseits ein Kern (Taf. V, Fig. 37 *PCN*). Am Querschnitte erkennt man, daß dieses Rohr aus 2 einander völlig gleichen gegenüberliegenden, rinnenförmigen Teilen, die 2 quergetroffenen Pigmentzellen entsprechen, besteht. Kommt nun das Tier nach jener Zeit aus dem Dunkel ans Licht, dann wandert das Rohr zunächst als ganzes allmählich proximalwärts; es verkürzt sich dabei und seine Wände werden dicker; aus diesem Grunde wird auch sein Lumen enger. Wenn die Belichtung etwa 2 Stunden angedauert hat, umgibt das Rohr ungefähr das mittlere Drittel der proximalen Teile der Krystallzellen (Taf. III, Fig. 27, Taf. VI, Fig. 48 *PCE* oben); es zeigt aber noch eine Eigentümlichkeit: Fortsätze gehen von seiner proximalen Öffnung gegen die Retinula ab (Taf. III, Fig. 27,

Taf. VI. Fig. 47, 48 *PCE* unten). Zuerst sind es 2, der Zahl der Pigmentzellen entsprechend; sie bleiben in der Nähe des Krystallzellenstieles, teilen sich aber alsbald dichotomisch, von der Achse des Omma sich entfernend und die so entstandenen Pigmentzüge tun abermals desgleichen, so daß schließlich wahrscheinlich 8 Pigmentreihen zustande kommen dürften. Es ist mir niemals gelungen, alle 8 Pigmentzüge auf einmal zu zählen, doch erschließe ich diese Zahl aus der wiederholt beobachteten Dichotomie.

Eine jede dieser Pigmentbahnen führt an die Außenseite einer Retinulazelle, verbreitert sich daselbst und hüllt diese unter andauerndem Zuzug immer neuer Pigmentkörnchen bis zum Niveau der apikalen Teile der Rhabdome ein (Taf. III, Fig. 27, Taf. VI, Fig 47, 48, 55). Auch aus dem Umstande, daß schließlich alle Retinulazellen, inklusive der achten rudimentären, eingehüllt erscheinen, möchte ich auf die obenerwähnte 8-Zahl von Pigmentzügen mit größter Wahrscheinlichkeit schließen. Dieses Pigment dringt niemals in das Innere der Retinulazellen ein; ich habe mich wiederholt an Längs- und Querschnitten überzeugt, daß es den Retinulazellen nur äußerlich anliegt, während das Plasma der keulenförmigen distalen Verdickung derselben mit den Kernen stets pigmentfrei war. Dem Umstande ist es auch zuzuschreiben, daß an Längsschnitten durch Lichtaugen, die in dieser Zone mit Pigment überladen erscheinen, die Kerne immer von einem lichten Hofe umgeben durchschimmern. Ich habe ferner mit Sicherheit feststellen können, daß jene Pigmentreihen noch weiter unter das obenerwähnte Niveau reichen; sie ließen sich längs der Rhabdome herab verfolgen (Taf. III, Fig. 27 PCE unten); aller Wahrscheinlichkeit nach fließen sie hier mit dem inneren Pigmente zusammen. Daß dieses »Irispigment« bei seiner Rückwanderung, also wenn man das Tier nach der Belichtung wieder ins Dunkle bringt, an der distalen Öffnung des Pigmentrohres eine ähnliche Anordnung zeigen würde, habe ich niemals bemerkt. Der Pigmentmantel wandert geschlossen allmälich distal und kommt auch bei andauernder Dunkelheit über das distale Ende der Krystallzellen nicht hinaus. Der Umstand aber, daß ich nach gänzlich vollendeter Wanderung, ob nun aus der Dunkel- in die Lichtstellung oder umgekehrt, schwache Pigmentzüge, und zwar im ersteren Falle zwischen den Krystallzellen, im letzteren zwischen den Retinulazellen vorgefunden habe, während die Hauptmasse des Pigments bereits ihre definitive Stellung eingenommen hatte, sowie ferner der Umstand, daß diese Wanderung jedesmal und bei verschiedenen Augen bis in die feinsten Details immer getreu nach demselben Schema verlief, läßt mich vermuten, daß für diese Bewegungen des Pigments vorgezeichnete Bahnen bestehen dürften und die wären im natürlichen Falle das Plasma der Pigmentzellen selbst, in dem die Pigmentkörnchen hin- und herfließen. Desgleichen nehme ich auch für das andere Pigment, das innere oder »Retina«-Pigment, an. Dieses läßt nämlich ebenfalls regelmäßig wiederkehrende Veränderungen der Lage unter dem Einflusse des Lichtes, beziehungsweise der Finsternis erkennen. Bei dem sogenannten Dunkelauge sieht man von diesem Pigmente an den bisher beschriebenen Teilen des Omma gar nichts; alles ruht unten im subocularen Raume (Taf. V, Fig. 37 PCI); hier umhüllen Pigmentscheiden die Nervenfasern, die zu den einzelnen Ommen emporziehen. Das Pigment ist dem äußeren vollkommen gleich. Sobald die Belichtung des Tieres einsetzt, beginnen die inneren Pigmentmassen distal zu wandern; sie folgen hiebei streng den Nervenbahnen und hüllen dieselben zunächst bis zum basalen Ende des Rhabdoms ein. Sobald sie aber nunmehr die Oberfläche des letzteren erreicht haben, beginnen sie sich gemäß der komplizierten Anordnung der Neurofibrillenbündel ebenso kompliziert zu verteilen. Diese Gruppierung besteht darin, daß die Pigmentkörnchen überall zwischen die Fibrillenbündel eindringen und diese also verhüllen, jedoch nur so weit, als dieselben außerhalb des Rhabdomsaumes liegen: in das Rhabdom selbst dringen sie niemals ein. Dieser Vorgang führt schließlich zu der zierlichen, spiraligen, regelmäßigen Querstreifung des Rhabdoms (Taf. II, Fig. 18, 19, Taf. IV, Fig. 29). Diese trägt auch wesentlich zum Verständnis des inneren Baues des Rhabdoms bei. Ganz besonders aber möchte ich betonen, daß das äußere Pigment schließlich vom inneren überhaupt nicht mehr zu unterscheiden ist, da beide in eines zusammenfließen. Nachdem bei jedesmaligem Wechsel von Licht und Dunkel diese letzteren Pigmentmassen dieselben Wanderungen regelmäßig immer wiederholen, bin ich geneigt, auch für sie vorgebildete Bahnen, also Plasma von Zellen anzunehmen. Es scheint mir, daß das äußere und innere Pigment einer einzigen Art von Pigmentzellen angehört; allerdings würden diese Gebilde eine ansehnliche Längenausdehnung

haben, denn sie reichten von dem distalen Ende der Krystallkegel bis in den subocularen Raum. Der Mechanismus der Plasmatätigkeit wäre dahin zu deuten, daß sich der Plasmastrom in diesen Zellen unter dem Einflusse des Lichtes gegen das Rhabdom, im Dunkeln dagegen vom Rhabdom weg, peripherwärts bewege.

Ich komme nun auf die Tapetumzellen zu sprechen. Daß sie sich von den Pigmentzellen auf den ersten Blick unterscheiden, geht aus dem bereits eingangs in diesem Kapitel Gesagten hervor. Ihr Inhalt hat auf mich stets den Eindruck einer flüssigen Fettsubstanz gemacht. Im Dunkelauge ruht die Hauptmasse der Tapetumzellen zwischen den Rhabdomen in Form von stark angeschwollenen Keulen (Taf. III, Fig. 25, 26, Taf. V, Fig. 37, 44, 45 *T*). Die meisten derselben stehen gleich hoch, das ist im Niveau der Retinulazellen am apikalen Pol der Rhabdome, viele dagegen reichen infolge Raummangels, möchte ich sagen, nicht so hoch, sondern müssen mit den Lücken zwischen den basalen Teilen der Rhabdome vorlieb nehmen; dort breiten sie sich, soweit es der Platz erlaubt, aus. Diese Tapetumwülste verjüngen sich proximalwärts zu dünnen Strängen, die in den subocularen Raum reichen und daselbst früher oder später enden. Ich kann nicht sagen, daß man an einem solchen Dunkelauge irgendwo sonst noch zusammenhängende Tapetummassen antreffen würde. Über dem sogenannten Irispigment, das, wie oben erwähnt, in diesem Falle im oberen Teile der Ommen liegt, bemerkt man einzelne Brocken von Tapetum versprengt, zumeist in Kugelform, von der Hauptmasse jedoch losgelöst ohne jeglichen Zusammenhang mit ihr (Taf. V, Fig. 37, 41 T'). Hie und da bemerkte ich wohl einen längeren Strang nach den Keulen zwischen den Krystallzellen herunterziehen, der auf einen Zusammenhang schließen ließ; immerhin waren aber solche Erscheinungen ziemlich selten. In den Anschwellungen der Tapetumzellen zwischen den Rhabdomen sieht man unregelmäßig verteilt Kerne liegen (Taf. III, Fig. 24, Taf. V, Fig. 37 TN). Sie sind oval und übertreffen die Kerne aller anderen Elemente des Omma an Größe. Ihre chromatische Substanz ist sehr fein. Setzt nun bei einem Tier mit Dunkelaugen die Belichtung ein, dann fließt der Inhalt der Tapetumzellen distal- und proximalwärts ab. Die Geschwindigkeit, mit der dies geschieht, ist größer als bei der Bewegung des Pigmentes. Die Tapetumzellen verändern hiebei als ganze ihre Form. Man wäre geneigt, ihre Bewegung mit der einer Amoebe zu vergleichen, die ihre Fortsätze vornehmlich nur nach zwei Richtungen entsendet. Fassen wir nun die distalen Fortsätze zuerst ins Auge, so ist es nach dem Obengesagten klar, daß dieselben dem unter dem Einflusse des Lichtes abwärtsrückenden äußeren Pigmente begegnen müssen. Dieses hindert indessen die Tapetumzellen durchaus nicht, sich weiter zu bewegen, sondern läßt sie an der Außenseite der erwähnten Pigmentrohre, also zwischen je zwei benachbarten hindurchfließen, bis sie schließlich deren oberes Ende erreichen (Taf. III, Fig. 28 *T*). Hier haben sie gleichsam wieder Platz gewonnen, nützen diesen auch alsbald aus und umfließen nun die Krystallzellenstiele. Da dies an jedem Omma geschieht, so ist das Resultat dieser im Lichte nach etwa zwei Stunden beendeter distaler Wanderung des Tapetums folgendes: Im Lichtauge lagert über dem Irispigment ein geschlossenes grobes Netz mit quadratischen Maschen (Taf. II, Fig. 16, Taf. III, Fig. 28 *T*). In den Kreuzungspunkten dieses Netzes findet man hie und da auch Kerne liegen (Taf. VI, Fig. 48 *TN*); von hier ziehen auch Fortsätze von längerer oder kürzerer Ausdehnung proximalwärts (Taf. III, Fig. 28, Taf. VI, Fig. 48). In diesem Netze finden auch jene vereinzelten Brocken die, wie oben erwähnt, oberhalb des äußeren Pigmentes verstreut waren, Aufnahme; sie fließen mit der Muttersubstanz zusammen.

Diese distalwärts gerichtete Bewegung ist aber durchaus nicht die einzige, die die Tapetumzellen bei der Belichtung durchmachen; es erfolgt vielmehr auch ein Abzug derselben proximalwärts nach dem subocularen Raume, woselbst es schließlich zu einer gewaltigen Akkumulation von Tapetummassen kommt (Taf. II, Fig. 8 *l*). In diesen Massen ist eine Unterscheidung der einzelnen Elemente ganz ausgeschlossen; hier findet man auch eine große Anzahl von Kernen der Tapetumzellen, doch ohne jedwede regelmäßige Anordnung. Man sieht also, daß sich die Tapetumzellen als ganze bei andauernder Belichtung zurückgezogen haben; sie verlassen jedoch das Rhabdom nicht vollends, sondern halten bei ihrer Wanderung im allgemeinen im basalen Viertel desselben inne und verbleiben in dieser Lage (Taf. II, Fig. 8 *j*, Taf. VI, Fig. 48 *T*). Daß aber ein Abfliessen aus den Tapetumwülsten nach zwei Richtungen, oben

und unten erfolgt, das geht auch daraus hervor, daß man vereinzelt im Präparat direkte Verbindungen des distalen groben Gitters und der proximalen Akkumulation findet. Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß die Tapetumzellen sehr labile Elemente im Fazettenauge darstellen. Sie geben sehr leicht von ihrer Substanz etwas ab, sie fließen aber auch ohneweiters untereinander zu einem Syncytium zusammen.

Ich halte die Tapetumzellen für Pigmentzellen. Ihr Inhalt verhält sich gegen Licht und Dunkel geradeso wie jener der anderen Pigmentzellart im Auge, bloß mit dem Unterschiede, daß hier die ganze Zelle an den Wanderungen teilnimmt. Ballt sich bei andauernder Finsternis das dunkelbraune Pigment peripher in seinen Zellen, so fließen die Tapetumzellen mit ihrer Hauptmasse zwischen den Rhabdomen zusammen. Wenn anderswo im Auge zu dieser Zeit Tapetum angetroffen wird, so ist es in Form kleiner, von den Mutterzellen losgetrennter Partikelchen, die nicht in Betracht kommen. Setzt dagegen Belichtung ein, dann sieht man, wie oben bereits erwähnt, das dunkle Pigment unter überaus zahlreichen Verzweigungen über die Retinula sich verteilen. Zu gleicher Zeit treten aber auch die Tapetummassen in den Expansionszustand; sie strecken einesteils ihre Fortsätze distal aus und bilden das erwähnte Gitter um die Krystallzellenstiele, andernteils streichen sie proximalwärts weit in den subocularen Raum hinein. Expansions- und Ballungszustände von Pigment und Tapetum stimmen also miteinander überein.

Die Anwesenheit von Pigmentmassen im Fazettenauge ist bereits von Swammerdam (1737) konstatiert worden. Auch die anderen oben erwähnten Forscher der damaligen Zeit beklagen sich wiederholt über den Pigmentreichtum, der so manche Details ihren Blicken entzog. Doch bei allen diesen Angaben ist weder von einer näheren Unterscheidung der Pigmente, noch von Zellen, geschweige denn von einer Wanderung die Rede. Was nun das erste betrifft, so gebührt wiederum dem großen Johannes Müller (1826) das Verdienst, zuerst Differenzierungen des Pigments im Fazettenauge beobachtet zu haben. Es geht nicht an, alles, was jener Forscher über die verschiedenen Farben des Pigmentes bei Insekten- und Krusteraugen gesagt hat, hier zu erwähnen, dazumal sich das eine oder andere mit unseren heutigen Anschauungen nicht verträgt, doch von Interesse dürfte es sein, weil auch dem vorliegenden Thema naheliegend, zu zitieren, wie er das Pigment im Auge von *Astacus* beschreibt (p. 355): »In dem Auge des Flußkrebses ist der Farbenwechsel des Pigmentes noch stärker. Unmittelbar hinter der Cornea sind die Kegel, wie es scheint, an ihren Wänden gar nicht von Pigment bekleidet. Fig. 13 *d.* Dann beginnt ein dunkles, schwarzblaues Pigment, das aber nur sparsam zwischen den dicht aneinander gelagerten Kegeln verbreitet ist, und sich allmählich gegen die Spitzen der Kegel ganz verliert. Fig. 13 *b, e,* Fig. 14 *a.* An den Extremitäten der Sehfasern beginnt ein noch dunkleres, violettblaues Pigment, das bis auf eine kurze Tiefe die Sehfasern begleitet, Fig. 14 *b,* und dann allmählich wieder heller wird. Fig. 14 *c.* In einer Entfernung von der Extremität der Sehfasern, die geringer ist als die Größe der durchsichtigen Kegel, beginnt mit scharfer Grenze in den Zwischenräumen der Sehfasern die dritte Lage des dunklen, violettblauen Pigmentes, die am tiefsten eindringt und sich gegen den Bulbus des Sehnerven allmählich verliert. Fig. 14 *d.*« Aus diesen Zeilen und den ihnen beigegebenen Figuren glaube ich erschließen zu dürfen, daß J. Müller bereits das sogenannte Irispigment (oben um die Kegel) und das Tapetum (»dunkleres, violettblaues Pigment«) gesehen hat; denn blauviolett erschien das letztere auch mir, wenn ich entsprechend beleuchtete, bei *Palaemon.* Daß er die dritte Lage, »die am tiefsten eindringt«, ganz dunkel sehen mußte, ist klar, denn offenbar hatte er ein Dunkelauge vor sich und bei einem solchen ist der suboculare Raum von Pigment geschwärzt. In einer seiner späteren Publikationen (1829, p. 47) äußert er sich über das Pigmen speziell von *Paeneus sulcatus* (*Palaemon sulcatus* Oll.) bei weitem nicht so ausführlich wie über das von *Astacus,* denn hier unterscheidet er bloß eine Pigmenthülle um die Krystallkegel von weißlichem und eine zweite um die Nervenfasern bis an die erste reichende von schwarzem Pigment. Allemal legt J. Müller auf diese Pigmenthüllen das Hauptgewicht, weil sich seine Theorie vom musivischen Sehen der Arthropoden mit zusammengesetzten Augen auf vollkommen isolierte dioptrische Medien stützt. Es würde zu weit führen, alle Angaben über Pigmente in Fazettenaugen, wie sie von den Zeitgenossen Müller's für verschiedene Insekten und Krebse gemacht wurden, hier anzuführen, da zumal sie nichts

Besonderes enthalten. Erst bei Will (1840, p. 14) fand ich eine Notiz, die Interesse für mich hatte, weil sie *Palaemon serratus* betraf; ich konnte indessen weder die Worte dieses Autors noch seine Figuren, die diesen Punkt betrafen, mit neueren Befunden und den meinen in Einklang bringen. Will unterscheidet nämlich zwei gelblichbraune Pigmenthüllen, die eine im Niveau der distalen, die andere im Niveau der proximalen Enden der Krystallkegel; die Mittelzone der Kegel habe er nie von Pigment umhüllt gefunden. Leydig (1855, p. 410) macht eine erwähnenswerte Bemerkung über das Pigment im Auge von *Astacus*, indem er schreibt: »Was die Pigmentierung der jenseits des Sehganglions liegenden Partien anlangt, so ist schwarzes rings um die Mitte der Krystallkegel und um die spindelförmigen Anschwellungen der Zylinder abgesetzt und zwar ist an letzterem Ort das meiste Pigment angehäuft. Außer dem schwarzen Pigment trifft man aber auch ungefähr halbwegs zwischen dem Ende der Krystallkegel und der oberen Spitze der spindelförmigen Anschwellung ein bei auffallendem Licht weißes Pigment an, das ebenfalls aus kleinen Körnchen zusammengesetzt sich zeigt.« Man sieht aus diesen Worten, daß Leydig in der Differenzierung des Pigments entschieden weitergekommen ist als seine Vorgänger, insofern er mit voller Bestimmtheit das schwarze Pigment von einem in auffallendem Lichte weiß erscheinenden, also unserem Tapetum, scharf auseinanderhält. Allerdings im Besonderen ist auch ihm noch vieles entgangen, so namentlich die Zugehörigkeit des Pigments zu eigenen Zellen und deren Wanderung. Auch seine Behauptung, daß das Pigment in Lepidopterenaugen dem der Körperoberfläche entspreche, hat sich durch Untersuchungen neuester Zeit als unzutreffend erwiesen. Eigentliche Pigmentzellen in zusammengesetzten Augen erkannte zum ersten Mal meines Wissens Claparède (1860, p. 206), denn er spricht direkt von »vorderen Pigmentzellen,« die etwa den Irispigmentzellen anderer Autoren gleichzusetzen wären und von Pigmentablagerungen in den Zellen des Umhüllungsschlauches (unter diesen sind die Retinulazellen gemeint); auch der »Nervenstab« bleibe bisweilen von Pigment nicht frei; ferner sah er Pigment in subocularen Raume: dort waren »die Bündel des Sehnerven durch Pigment schwarz gefärbt«. Natürlich muß man es diesem Autor verzeihen, wenn er bisweilen das Pigment dort, wo er es nicht eigenen Zellen zusprechen kann, statt um die Kegel und Rhabdome, in dieselben hinein verlegt. Wenngleich Claparède von der verschiedentlichen Verteilung des Pigmentes wußte, kam er doch nicht dahinter, daß diese Verteilung in einer Beziehung zu den Lichtverhältnissen stehe. Dies war erst M. Schultze (1868, p. 23) vorbehalten. Dieser Forscher war der erste, der die Pigmentverteilung in Tag- und Nachtschmetterlingsaugen verglich. Von seiner klassischen Publikation verdienen besonders die Figuren, in denen er das Pigment auf den Rhabdomen zur Darstellung brachte, hervorgehoben zu werden, weil dort alles mit einer solchen Sorgfalt durchgeführt worden ist, wie man es lange nach ihm nicht mehr antrifft. Übrigens stellt er auch um das Ende des *Astacus*-Rhabdoms in lichtgelber Farbe ziemlich wahrheitsgetreu das Tapetum dar, ohne aber etwas im Texte darüber zu sagen. Irrtümlicherweise verlegte aber auch M. Schultze den Sitz des Pigmentes in die Corneafazetten, in die Krystallkegel und in den »Sehstab«. Greenacher (1879, p. 123) unterschied zunächst zwei Arten von Pigmentzellen, und zwar solche, die sich um die Krystallkegel legen und nur die nach der Cornea gerichtete Seite freilassen als »Irispigmentzellen« und solche, welche die Retinula einhüllen als »Retinulapigmentzellen«. Die ersteren teilte er wieder in zwei Gruppen ein, in Haupt- und Nebenpigmentzellen, wie sie sich ihm namentlich im Insektenfazettenauge zeigten. Daß auch dieser Forscher bereits das Tapetum gesehen hat, geht aus seiner Darstellung des Auges von *Mysis* (p. 119, Fig. 114) hervor, denn er schreibt: »Das scharf abgegrenzte, mäßig spitze Hinterende (des Rhabdoms) ist meist wenig kenntlich, weil sich um dasselbe Züge eines eigenen, mit den Nervenfasern des Opticus hinter der inneren Cuticula aufsteigenden erdigen Pigmentes legen, die leider durch Salpetersäure nicht zu entfernen sind.« Die obenerwähnte Einteilung der Pigmentzellen wurde von späteren Autoren bis auf den heutigen Tag eingehalten und man betrachtet Greenacher nicht selten als den eigentlichen Entdecker der Pigmentzellen. Während Carrière (1885) ganz im Sinne Greenacher's die Pigmentfrage bei verschiedenen Insekten und Krustern zu lösen bemüht war, kam Patten (1887, p. 634) auch in dieser Richtung mit neuen Ideen. Bei einer Anzahl von Dekapoden, die er auf die Augen hin untersuchte und

unter denen sich auch *Palaemon* befand, will er den »pigmented collar« um die Krystallkegel herum aus vier Zellen zusammengesetzt gefunden haben. Diese Ansicht, sowie auch eine weitere, daß nämlich zweierlei Art von Pigment in den Retinulazellen verteilt sei, ist irrig. Dafür ist ihm die Beobachtung der Tapetumzellen besser gelungen und weil er als erster ausführlicher darüber berichtet, ohne daß ihm meines Wissens in der Literatur diese Priorität zuerkannt worden wäre, will ich die diesbezügliche Stelle hier wörtlich wiedergeben (p. 636): »In the spaces between the diminished inner ends of the ommatidia, is a third group of cells, the boundaries of which cannot be distinguished, and therefore it is difficult to determine the number belonging to each ommatidium. The nuclei are arranged at various niveaux around the inner ends of the pedicels, seldom far removed from the basal membrane (Fig. 73*y*). The protoplasma of these cells forms a thick sheath around the inner ends of the retinulae, and completely fills the intervening spaces. These cells contain a mass of yellowish, fat-like crystals which, by reflected light, appaer perfectly white and opaque, forming, along the inner surface of the ommateum, a narrow and intensely white band, perfectly visible to the nact eye. The crystals, whiche are very similar to those formad by certain fats, are insoluble in absolute alcohol, clove oil, creosot, chloroform, or ether. But a very dilute solution of caustic potash dissolves them at once, with the formation of a purple solution.« Diese Beschreibung bezieht sich speziell auf *Penaeus*.

Ob sich die Zahl der einem Omma angehörenden Tapetumzellen so bestimmt mit 4 angeben läßt, wie es Parker tut, weiß ich nicht; bei *Palaemon* trifft dies sicherlich nicht zu. Parker (1888, p. 86) unterschied beim Hummer 10 Pigmentzellen, von denen allerdings nur 2 im wahren Sinne des Wortes als solche aufzufassen sind, das sind die beiden »Irispigmentzellen«; unter den anderen 8 versteht er pigmentierte Retinulazellen. Er sah die ersteren mit der Hauptmasse des Pigments die Kegel umgeben und sich proximalwärts fadenförmig bis zum Rhabdom, ja vielleicht auch über dieses hinaus erstrecken.

Die hochinteressanten Untersuchungen über die Wanderung des Pigmentes in den Fazettenaugen setzten mit Stefanowska (1889) ein. Sie bezogen sich zunächst bloß auf Insektenaugen und zeitigten als Resultat die Erkenntnis des Adaptionsvermögens des Auges jener Tiere vermöge einer Verlagerung des Pigmentes nach dem jeweils einfallenden Licht. Szawinska (1890) untersuchte daraufhin die zusammengesetzten Augen einiger Arachniden, niederer und höherer Krebse, darunter auch die von *Palaemon squilla* (p. 554). Sie fand an Dunkelaugen das Irispigment um die Kegel und das Retinapigment um die Rhabdome, und zwar im untersten Drittel derselben und auch weiter tiefer. Im Lichtauge sah sie dagegen das erstere bis auf die Stiele der Krystallzellen herabgesunken, das letztere ganz um die Rhabdome herum. Sie erkannte also, daß die Bewegung der beiden Pigmentarten diametral entgegengesetzt erfolge; ferner wußte sie auch, daß sich das Retinapigment schneller bewege als das Irispigment. Man muß anerkennen, daß diese Befunde im allgemeinen für die damalige Zeit viel bedeuteten; sie gaben jedoch die Tatsachen bloß in groben Umrissen wieder; im besonderen hafteten ihnen einige Mängel an, die ihren Grund darin hatten, daß sich Szawinska hinsichtlich der Histologie des Pigmentes ganz auf den irrigen Standpunkt Patten's stellte. So sah sie zum Beispiel das »colier pigmentaire« aus 4 Zellen zusammengesetzt u. a. m. Den Sitz des Retinapigmentes verlegte sie in die Retinulazellen; allerdings ließ sie die Kernzone derselben pigmentfrei, was ganz den Tatsachen entspricht. Daß aber dieses Pigment nach vollendeter Wanderung im Dunkeln um das basale Drittel der Rhabdome bleiben sollte, ist nicht wahr; es zieht sich vielmehr weit tiefer zurück. Ganz und gar aber vermisse ich in der Beschreibung seitens jener Verfasserin die richtige Hervorhebung des Tapetums; in der Figur des Lichtauges ist es nur zur Hälfte eingezeichnet und da nicht ganz korrekt; im Dunkelauge fehlt es ganz. Sollte aber Szawinska vielleicht zu der Ansicht gekommen sein, daß es sich mit dem Tapetum bei *Palaemon* so verhalte wie bei *Astacus*, wo sie es ausführlich schildert, dann traf sie nicht das Richtige. Denn die Zahl der Tapetumzellen in einem Omma läßt sich hier nicht genau feststellen und beträgt am allerwenigsten 7, wie es die Verfasserin dort gefunden haben will. Übrigens ist sie damit auch für *Astacus* bereits widerlegt worden.

Von einer Verkürzung und Schwellung des Tapetums, wie es Szawinska bei *Astacus* beschreibt, kann bei *Palaemon* auch keine Rede sein. Die eingehenden genauen Studien über dieses Phänomen wurden eigentlich erst von Exner (1891) ausgeführt. Auch dieser Autor unterschied gleich seinen Vorgängern ein Iris- und ein Retinapigment; beide sind schwarz, körnig und liegen gewöhnlich innerhalb, manchmal auch außerhalb der Zellen. Speziell für das Pigment im *Palaemon*-Auge gibt Exner folgende Schilderung (p. 71): »Im Dunkelauge liegt das Pigment gänzlich zwischen den Krystallkegeln. Das Irispigment hat bei *Palaemon* eine recht scharfe vordere und hintere Grenze und liegt den Kegeln in dünner Lage hart an. Schon mit freiem Auge kann man an Schnitten die sehr beträchtliche Lageveränderung des Pigmentes am Lichtauge erkennen. Dasselbe bildet jetzt eine dunkle Zone, die weit hinter dem Krystallkegel liegt, ja geradezu in die Nähe der Retina gewandert ist. Die Kegel sind ganz pigmentfrei. Auch in dieser neuen Lage ist die vordere und hintere Grenze des Pigmentes eine scharfe. An Quer- und Schiefschnitten gegen die Axen des Fazettengliedes erkennt man, daß die Pigmentlage bienenwabenartig durchlöchert ist.« Das Irispigment im Lichtauge sah Exner proximal nicht über die Retinulazellen ziehen, sondern meinte, daß es distal von denselben ebenso scharf abschließe wie an seinem oberen Ende. Das Retinapigment sah er im Dunkelauge unterhalb der Rhabdome zu einem dichten Lager akkumuliert liegen. Im Lichtauge sollen hievon daselbst nur spärliche Reste zurückbleiben, während die Hauptmasse die Rhabdome in ihrer ganzen Länge einhülle. Ganz besonders stark soll es sich um das Vorderende der Sehstäbe ansammeln. »Zwischen ihm«, so heißt es weiter dort, »und dem weit nach rückwärts geschobenen Irispigment bleibt aber immer eine freie Zone.« Nach meiner Darstellung würden allerdings gerade dorthin jene obenerwähnten feinen Pigmentzüge zu verlegen sein, so daß diese Zone nicht pigmentfrei genannt werden könnte. Interessant und wichtig sind die Details, die Exner über die Wanderung des Retinapigments in der Rhabdomzone beobachtete. Querschnitte durch ein Rhabdom des Lichtauges zeigten ihm nämlich die Figur eines Sternes, dessen Strahlen mit Pigment erfüllt waren; die Mitte, das Rhabdom, blieb stets pigmentfrei. Das stimmt mit meinen Befunden überein; auch ich sah das Pigment niemals in das Innere des Rhabdoms eindringen. »Ja bei *Carcinus maenas*«, so schreibt Exner weiter, »konnte ich an gewissen Stellen sehen, daß das Pigment noch nicht den ganzen Sternstrahl durchsetzt, sondern da, wo der Strahl kolbig aufgetrieben war, in der Mitte noch eine unpigmentierte Stelle zurückließ. Ich beobachtete zwei bis vier solche unvollkommen pigmentierte Sternstrahlen an einem Sehstab.« Ich möchte hiezu bemerken, daß es sich in diesem Falle offenbar um Querschnitte in einem den Retinulazellkernen nahen Niveau, wenn nicht gerade in dem dieser Gebilde selbst gehandelt haben mag, denn ebendort konnte auch ich beim *Palaemon*-Auge ganz analoge Fälle verzeichnen. Nur fasse ich jenes Pigment, das die Zellen umhüllt, nicht als Retina-, sondern als »Irispigment« auf. Und hier bin ich eben an einem Punkte angelangt, der mich zu Exner in Gegensatz bringt, daß nämlich, wie oben schon erwähnt, das Irispigment bei seiner Wanderung im Lichtauge nicht in einem Abstande vor dem Retinapigment halt mache, sondern sich bis an dieses erstrecke und mit ihm zusammenfließe. Dem Umstande schreibe ich es auch zu, daß nach vollendeter Lichtwanderung das meiste Pigment in den oberen Teilen der Rhabdome anzutreffen ist, was auch Exner bereits richtig erkannte. Dem muß meiner Ansicht nach so sein, weil an diesen Stellen der Zuzug der Pigmentmassen von zwei Seiten, oben und unten, erfolgt und so die Wirkung verdoppelt. Wie das Retinapigment bei Krustern untergebracht ist, sagt Exner eigentlich nicht; umso bemerkenswerter scheint mir seine Ansicht hierüber bei den Insekten zu sein. Er schreibt nämlich (p. 104): »Ich bin nicht in der Lage, etwas darüber zu sagen, ob die schwarzen Pigmentpartikelchen in Zellen zu liegen pflegen. Es macht den Eindruck, daß dem nicht so ist, doch weiß ich aus Erfahrungen an Wirbeltieren, wie sehr man sich hierin täuschen kann, und machen es die sogleich zu besprechenden Pigmentverschiebungen fast undenkbar, daß keine Zellen dabei im Spiele sind.«

Das Tapetum der Krebse beschreibt derselbe Autor als eine körnige Substanz, die im durchfallenden Lichte schwarz, im auffallendem lichtgelb, glänzend erscheine. Sie reflektiere das Licht sehr stark und sei wahrscheinlich in Zellen eingelagert. Exner unterscheidet bei *Palaemon* drei Schichten von Tapetum und zwar zunächst ein Iristapetum; dasselbe liege der Außenwand des Irispigmentes an und wandere

zugleich mit diesem bei wechselnden Lichtverhältnissen; auch zwischen den Kegeln oder den Scheiden derselben habe er es gesehen. Eine zweite Tapetumschichte liege in der Rhabdomzone; spitze und kolbenförmige Fortsätze ragen zwischen die Sehstäbe hinein. Die dritte Tapetumlage befinde sich einwärts von den Rhabdomen im subocularen Raum. »Sie besteht aus vielfach verfilzten Strängen, welche wohl Zellfortsätze sein dürften.« Diese beiden letzteren Schichten aber möchte Exner nicht gerne voneinander getrennt wissen, da er vielfach Verbindungen zwischen ihnen vorfand. Ja es scheint ihm sogar, daß die untere Zone gewissermaßen eine »Vorratsschichte« sei, die nach Bedarf Tapetumsubstanz distalwärts in das Auge abgeben könne. Der Vergleich der verschiedenen Bilder dieser Tapetumzonen, die sich ihm bei mikroskopischer Betrachtung von Licht- und Dunkelaugen boten, das einemal das Überwiegen von Tapetummassen unterhalb der Rhabdome, das anderemal zwischen den Rhabdomen, ließen ihn allerdings schon vermuten, daß eine Lageveränderung möglich wäre. Doch drang diese Vorstellung bei ihm nicht durch, denn er gelangte zu dem Schlusse (p. 105), »daß nur das Pigment Wanderungen macht und daß die verschiedenen Bilder, welche die Tapetummasse darbietet, nur der Ausdruck größerer oder geringerer Verdeckung durch Pigment sind«. Ich halte es für ausgeschlossen, daß das Retinapigment die oben erwähnten Ablagerungen des Tapetums zwischen den Rhabdomen im Dunkelauge ganz einhüllen könnte; diese Ansammlungen verschwinden bei Belichtung infolge tatsächlicher Wanderung des Tapetums und treten dafür weiter distal und proximal wieder auf. Was im übrigen die Beobachtung der 3 Tapetumschichten anbelangt, glaube ich richtig erkannt zu haben, daß dieselben auf eine einzige Art von leicht beweglichen Zellen zurückzuführen seien.

Gleichzeitig mit Exner veröffentlichte auch Parker (1891) seine Studien über die zusammengesetzten Augen von Krustern, doch ohne etwas besonders Erwähnenswertes im Hinblicke auf diesen Punkt. Bei der Beschreibung der Pigmentzellen im Dekapodenauge wendet sich dieser Verfasser gegen Patten hinsichtlich der Zahl der Irispigmentzellen; er nennt sie, was mir unerklärlich erscheint, »distal retinular cells« und unterscheidet solcher nur 2 in jedem Omma. Was das Tapetum anbelangt, führt er folgendes an (p. 114): »The interommatidial space in the basal part of the retina in Palaemonetes contains a light pigment similar to that described in the retina of Mysis. Like this the pigment in Palaemonetes is white by reflected light, and yellowish by transmitted light (compare Plate IX, fig. 115). It is apparently contained within cells (fig. 103, cl. ms'drm.) whose outlines are very irregular, and whose nuclei (fig. 104, nl. ms'drm.) are small and somewhat variable in form. These cells occur on both sides of the basement membrane. As in Mysis, they have probably migrated into the retina, and are perhaps mesodermic in origin.« Da sich die Beschreibung auf *Palaemonetes*, also auf eine unserem *Palaemon* nahestehende Art bezog, von der mir auch Material zu Gebote stand, überprüfte ich Parker's Angaben und konnte sie im wesentlichen bestätigen. Die Tapetumverhältnisse in den Augen dieser Art stimmen mit der unsrigen ganz überein und was das Pigment betrifft, weicht dieses in der Lichtstellung darin ab, daß es in größeren Mengen, und zwar in Form sehr dicker Fortsätze von obenher gegen die Retinulazellen vordringt. Auch bei *Astacus* fand Parker (1895, p. 12) bloß zwei Irispigmentzellen; alles andere Pigment verlegt er in die sieben aktiven Retinulazellen. Von Tapetumzellen meint er, gehöre je eine zu jedem Omma. An den Irispigmentzellen unterscheidet er zwei Teile, einen flachen Zellkörper um den Krystallkegel und einen proximal bis an das Ende des Rhabdoms reichenden Fortsatz. Er stellte auch fest, daß bei Belichtung Pigment in diesen Fortsatz wandert. Beim *Palaemon* (p. 25) habe er sich dagegen überzeugt, daß die Irispigmentzellen einen geschlossenen Zylinder bilden, der als ganzer über die Krystallzellen hin und her gleitet. Die von mir beobachteten Fortsätze sind ihm entgangen. Über den Sitz des Retinapigmentes bin ich einer anderen Meinung als Parker, denn ich suche ihn nicht wie er in den Retinulazellen, sondern in Pigmentzellen. Ferner vermisse ich bei jenem Autor noch die Darstellung der Verteilung dieses Pigmentes über dem Rhabdom, es wäre denn, daß eine solche bei *Astacus* überhaupt nicht vorhanden ist. An eine Wanderung des Tapetums im *Astacus*-Auge glaubt Parker nicht; denn er fand diese Substanz stets auf derselben Stelle, nämlich zwischen den Rhabdomen. Dagegen faßt er die

Bewegung des Pigmentes richtig auf. Sie gehe, wie er sagt, mit den Plasmaströmungen in den pigmentführenden Zellen vor sich.

Rosenstadt (1896, p 759) kam wiederum zu anderen Resultaten als Parker; er zählte bei einigen Dekapoden, darunter auch bei *Palaemon* in jedem Omma vier Irispigmentzellen, ferner zwei, bei *Galathea* sogar vier besondere Retinapigmentzellen; außerdem sei mehr oder weniger Pigment in den Retinulazellen vorhanden. Von Tapetumzellen sollen je zwei einem Omma angehören. Ganz abweichend von anderen Autoren stellt er sich die Pigmentwanderung vor. Er nimmt keine trennenden Grenzen zwischen den einzelnen pigmentführenden Elementen an, sondern läßt die Pigmentkörnchen nach jeweiligen Lichtverhältnissen aus der einen Art von Zellen in die andere übertreten. Bemerkenswert scheint mir auch folgende seiner Beobachtungen zu sein (p. 759): »Beim Übergange des Lichtauges in ein Dunkelauge gehen mit dem Pigmente folgende Veränderungen vor sich: Das Pigment tritt aus dem vorderen Ende der Retinulazellen und wohl auch aus den Retinapigmentzellen aus. Dasselbe wird von den Fortsätzen der Irispigmentzellen aufgenommen, die, wie wir gesehen haben, mit dem im Vorderende der Retinulae angesammelten Pigmente in Kontakt stehen. An diesen Fortsätzen kriecht nun das Pigment hinauf; es findet eine Art Pigmentinfiltration der Irispigmentzellen statt.« Man sieht daraus, daß Rosenstadt ähnliche Bilder in seinen Präparaten vor sich gehabt haben muß wie ich, nur wußte er sie nicht richtig zu deuten. Das Pigment, das er an den Fortsätzen in die Höhe wandern sah, kam nicht aus den Retinulazellen, sondern lag über diesen ausgebreitet; jener Autor hat eben hier das proximale Ende der Irispigmentzellen verloren. Es ist in der Tat unmöglich, beim Lichtauge Iris- und Retinapigment in diesem Niveau auseinanderzuhalten, weil beide hier zusammenfließen. Mit der Annahme von zwei besonderen Retinapigmentzellen steht Rosenstadt vereinzelt da; weder vor, noch nach ihm hat sie Jemand beobachtet, auch ich nicht. Daß das Iristapetum eine selbständige Schichte vorstellen solle, glaubt er nicht, sondern nimmt an, »daß ein Teil des Retinatapetums bei der Verschiebung des Pigmentes nach vorne mit hinauf geschoben wird.« Diese passive Bewegung ist aber auch die einzige, die er am Tapetum beobachtet hat; ob es eine andere noch gibt, konnte er nicht feststellen.

Parker (1897, p. 283) war der erste, der eine Eigenbewegung der Tapetumzellen bei *Palaemonetes* nachweisen konnte. Er unterscheidet, wie einst bei *Astacus* so auch hier an den Ommen je eine Tapetumzelle; diese krieche bei Belichtung aus dem unterhalb der Rhabdome gelegenen Raume empor und wachse zu einer unförmigen Masse zwischen den Rhabdomen an. Manchmal sende sie auch Fortsätze noch weiter distalwärts. Im Dunkel ziehe sich die Zelle wieder einwärts zurück, immerhin aber noch einen nicht unbedeutenden Rest ihres Körpers zwischen den basalen Enden lassend. Ich vermisste bei diesen Ausführungen Parker's einen Vermerk, daß nämlich beim Lichtauge größere Mengen von Tapetum über dem Irispigment lagern und habe mich, um sicher zu gehen, hierüber an meinen *Palaemonetes*-Präparaten orientiert; ich kann sagen, daß die betreffenden Bilder die gleichen sind als bei *Palaemon*, ja die distal aus den Räumen zwischen den Rhabdomen kommenden Zellen sind viel deutlicher und zahlreicher als dort. Die Bewegung der Tapetumzellen schreibt Parker teils ihrem amoeboiden Bewegungsvermögen, teils einer »muscle-like contraction of its axial portion« zu. Das letztere würde ich bezweifeln. Vom Retinapigment heißt es dort endlich am Schlusse seiner Publikation (p. 295): »The proximal retinular cells containt black pigment granules. In the light these are scattered more or less uniformly throughout the whole length of the cell, including, the retinal nerve fibre. There are slight concentrations of pigment at the distal end of the cell and around the rhabdome. In the dark the pigment is limited to the retinal nerve fibres.« Ich habe mir über die Verteilung des Retinapigments eine etwas andere Vorstellung gebildet und mich überzeugt, daß eine gleiche für *Palaemonetes* Giltigkeit habe. Derselbe Autor verfolgte später (1898, p. 144) noch an einem niederen Krebse *Gammarus ornatus* M. E. die Wanderung des Pigmentes. Seinen dort gewonnenen Resultaten zufolge besitzt jenes Tier in den Ommen nur eine Art von Pigmentzellen, in denen der Inhalt partiell bei Licht und Dunkel eine Verlagerung erfahre, während der restliche Teil des Zellumens von der Wanderung des Pigmentes unberührt bleibt. Einen ganz speziellen Fall würden, wenn Rádl's (1900, p. 577) Behauptung zutrifft, die Irispigment-

zellen von *Squilla mantis* vorstellen. Dieser Autor sagt nämlich folgendes über sie: »Ihr Pigment ist fast schwarz und widersteht sehr energisch den Depigmentierungsmitteln. An ihren distalen Enden scheiden diese Pigmentzellen ein anderes braun gefärbtes Pigment, welches in unregelmäßigen Schollen das hier sehr dicke Iristapetum Exner's bilden (laps.), welches auf diese Weise eine zusammenhängende Schicht in der Höhe der verdünnten proximalen Enden der Krystallkegel bildet, so daß ihre kugelförmige Anschwellung schon unter der Tapetumschicht liegt.« Es scheint mir sonderlich, daß Pigmentzellen zugleich auch Tapetum absondern sollen. Allerdings wäre dies nicht der einzige bekannte Fall, denn Exner und Januschke (1905, p. 700) schildern in den langen Zellen des Chorioidealepithels aus dem Auge von *Abramis brama* ebenfalls ein gleichzeitiges Vorkommen von Tapetumsubstanz und Pigment; es trifft dies aber bei einem Wirbeltierauge zu; bei Arthropoden ist etwas derartiges meines Wissens noch von niemandem außer Rádl beobachtet worden. Außerdem unterscheidet jener Autor in den Ommen noch ein Retinapigment der Retinulazellen und Schollen von Tapetum am ersten Ganglion. Ich glaube, daß hier eine Nachuntersuchung, namentlich eine solche von Licht- und Dunkelaugen des Tieres, mehr Licht in diese nicht leicht verständlichen Verhältnisse bringen könnte. Bei einer anderen Gelegenheit will Rádl (1901, p. 15) im *Palaemon*-Auge das Irispigment von dem Retinapigment in der Farbe unterschieden wissen; das erstere sei sehr dunkel und dicht, das letztere blasser und spärlicher. Dieser Farbenunterschied existiert meiner Ansicht nach in Wirklichkeit nicht, sondern ist nur scheinbar und nur darauf zurückzuführen, ob die Pigmentkörnchen mehr oder weniger dicht beisammen stehen. Schneider (1902, p. 486) drückt sich über die Zahl der zu einem Omma im *Palaemon*-Auge gehörenden Irispigmentzellen nicht aus. Er läßt sie spärliche Fortsätze distalwärts bis an die Cornea bilden, was ich an meinen Präparaten nicht beobachten konnte. Seiner Auffassung nach wandern diese Zellen als ganze, wogegen ich der Meinung bin, daß sie stillstehen und nur die Pigmentkörnchen in ihrem Plasma hin- und herfließen. Wie sich Schneider zum Retinapigment stellt, ist mir aus seinen Worten nicht klar geworden. Es heißt dort nämlich vom Dunkelauge (p. 483): »Das Retinapigment ist, wenn überhaupt vorhanden, auf den subocularen Raum beschränkt.« Soll ich aus diesen Worten folgern, daß Schneider an manchen Dunkelaugen kein Retinapigment gefunden hat? Ich habe es in keinem meiner Präparate vermißt. Es war offenbar nicht in der Absicht des Autors gelegen, sich mit den Bewegungen der Tapetumzellen näher zu befassen und daher begnügt er sich mit der Angabe, daß jene strangartigen Pigmentzellen, wie er sie nennt, mit körnigem, goldgelbem Inhalte vorwiegend in der Rhabdomschicht und im subocularen Raume anzutreffen sind, bei Lichtaugen vorwiegend in dem letzteren und nur an der Basis der Rhabdome; doch ziehen von hier auch Stränge distalwärts über die Pigmentzellen hinaus.

In neuester Zeit sind die Pigmentverschiebungen im *Palaemon*-Auge von Frisch (1908, p. 670, 698) näher untersucht worden. Seine in physiologischer Hinsicht wertvollen Befunde leitet der Autor mit einer kurzen, anatomischen Beschreibung des Auges ein. Ich möchte zu derselben bemerken, daß ich die Irispigmentzellen an Dunkelaugen niemals wie er bis an die Cornea reichend gefunden habe. Auch seiner Behauptung, daß das Iristapetum alle Verschiebungen des Irispigmentes mitmache, kann ich nicht beipflichten.

In den zusammengesetzten Augen der Dipteren scheinen die Pigmentverhältnisse nicht unähnlich denen bei *Palaemon* zu liegen; dies entnehme ich den umfassenden Untersuchungen Dietrich's (1909, p. 471); es heißt dort nämlich: »Von diesem Irispigment, das durch die Haupt- und Nebenpigmentzellen geliefert wird, ist das Retinapigment zu unterscheiden. Es ist am Boden der Basalmembran, zum Teil in anderer Nuancierung, vielfach strahlig um die Ommatidien gelagert (Taf. XXV, Fig. 51) und zieht sich an den Retinulazellen distalwärts bis zum Irispigment hin empor, wodurch eine vollkommen geschlossene Pigmentscheide entsteht. Ob das Retinapigment von besonderen Zellen geliefert wird, ließ sich nicht entscheiden. Der Anordnung nach scheint es der Fall zu sein, obgleich Kerne, die diesen Zellen zugehören könnten, nicht festzustellen waren.« Ich glaube, daß bei der geschlossenen Pigmentscheide, wie sie Dietrich darstellt, besondere Retinulazellen im Dipterenauge kein absolutes Postulat sind.

Demoll (1910) stützt sich bei seinen zusammenfassenden physiologischen Betrachtungen über das Fazettenauge größtenteils auf die histologischen Befunde der bis jetzt genannten Forscher; kein Wunder, daß bei dieser Gelegenheit hie und da auch eine irrige oder unaufgeklärte Ansicht dort Aufnahme gefunden hat. So scheint er anzunehmen, daß das Tapetum beim *Palaemon* nicht wandere (p. 470); auch er ist ferner, wie v. Frisch, der Ansicht, daß dort, wo Pigment- und Tapetumwanderung beobachtet wird, beide in gleichem Sinne verlaufen. Auf seine eigenen interessanten Untersuchungen werde ich im Folgenden noch näher zu sprechen kommen.

Kirchhoffer (1908, 1910) beschreibt in den Augen der pentameren Käfer Haupt- und Nebenpigmentzellen; außerdem unterscheidet er aber noch ein drittes Pigment, dem er den Namen Retinapigment gibt; er sagt aber nicht, an welche Elemente dieses letztere gebunden sein soll. Bei seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien über denselben Gegenstand kommt dieser Autor zu dem interessanten Ergebnis, daß das Iris- und Retinapigment »kein Produkt der Zellen, in denen es bei der Imago angetroffen wird« sei. Es soll aus dem Larvenauge in die ursprünglich pigmentfreien Zellen einwandern.

Bei den Lepidopteren wies Johnas (1911, p. 243) drei Kategorien von Pigment nach, für jede desselben auch eine eigene Art von Pigmentzellen und zwar Haupt-, Neben- und Retinapigmentzellen; in den letzteren ist ihm allerdings der Nachweis von Zellkernen nicht überall gelungen.

Endlich erkannte Bedau (1911, p. 452) auch bei den Wasserwanzen dieselben drei Arten von Pigment und fand das letztere in dem vom Rhabdome abgewendeten Teil der Sehzelle, also dem Rhabdomträger, abgelagert, während der restliche Teil derselben, das Rhabdomer, pigmentfrei bleibt. Außerdem beschreibt er in den zur Retinula führenden Nervenbündeln eigenes Pigment. Es fragt sich, ob jenes Pigment, das Bedau intrazellulär in den Retinulazellen und Nervenbündeln beobachtete, doch nicht auf Ausläufer eigener Pigmentzellen zurückzuführen sei.

Ich habe in den vorhergehenden Zeilen einen weiten Rückblick auf die Literatur des Pigmentes und des Tapetums in den Fazettenaugen geworfen. Ich finde, daß eigentlich keiner von den Autoren zwingende Gründe anführen kann, weshalb er das Irispigment von dem Retinapigment scheidet. Trennt man die beiden nämlich, dann weiß man mitunter nicht, wo das letztere unterzubringen. Entweder wird es dann frei ohne jedweden Zusammenhang mit Zellen liegen gelassen, oder aber es wird den Sehzellen einverleibt. In diesen Sinneszellen kann es nicht bleiben; man läßt es also in die Nervenbündelscheiden auswandern; aus diesen rückt es dann wieder in die Sehzellen ein; dabei gibt man den Sehzellen wegen dieses Pigmentes ganz absonderliche Formen. Dies alles scheint mir höchst unwahrscheinlich und nachdem ich mich umsonst bemüht habe, trennende Grenzen zwischen Iris- und Retinapigment in den Ommen des *Palaemon*-Auges zu finden, bin ich zu der Anschauung gekommen, daß wir uns um ein Einzelauge von den Krystallkegeln angefangen bis in den subocularen Raum hinein eine aus 2 Zellen bestehende, enganliegende Plasmascheide vorzustellen haben; diese zwei Zellen sind die einzigen pigmentführenden Elemente des Omma. Ihr Pigment ruht entweder peripher (Dunkelstellung), oder rückt gegen die Mitte der Zelle vor (Lichtstellung). Weil nun jene Plasmascheide den axialen Elementen des Omma überall, also auch in der kompliziert zusammengesetzten Retinulazone eng anliegt, dringt das Pigment in alle Vertiefungen der Oberfläche des Rhabdoms ein und verursacht jene namentlich im Lichtauge deutlich hervortretenden zierlichen Zeichnungen. Auch die ältesten Autoren haben, wie oben erwähnt, im Grunde genommen die Anschauung von einer einzigen pigmentführenden Plasmascheide im Omma vertreten; ich halte sie für das *Palaemon*-Auge aufrecht und glaube, daß sie auch sonst bei anderen Krustern zutrifft. Wie es bei den Insekten ist, vermag ich nicht zu sagen, doch das eine steht sicher, daß sich dort mehr als 2 pigmentführende Zellen vorfinden.

Die Basalmembran.

(Taf. II, Fig. 8, Taf. V, Fig. 37, 46, Taf. VI, Fig 47, 48 *k*.)

Die bisher beschriebenen Bestandteile aller Ommen von den Corneafazetten angefangen bis inklusive die Rhabdome bilden den äußeren Teil des zusammengesetzten Auges, der nunmehr durch die Basalmembran (membrana basilaris, fenestrata, Grenzlamelle) seinen Abschluß und zugleich seine Begrenzung gegen den inneren Teil des Auges findet. Diese Grenzmembran nimmt ihren Anfang von einem ziemlich dicken Ring von Bindegewebe, der längs der von außen deutlich sichtbaren Grenze zwischen Stiel und Auge verläuft. Dieser Ring verflacht sich axialwärts zu der aus einer einzigen Zellage bestehenden, äußerst zarten, corneawärts vorgewölbten Basalmembran. Die Bindegewebsfasern derselben verflechten sich zu einem Netze mit ziemlich streng quadratischen Maschen, in dem allenthalben ohne jedwede Ordnung Kerne der Bindegewebszellen angetroffen werden. Durch die Maschen des Netzes treten Nervenfasern, Pigment- und Tapetumzellen in die Interommalräume des Auges ein. Für den Eintritt der Blutflüssigkeit habe ich mehrere parallel verlaufende Längsspalten gefunden; unter jeder derselben zieht eine feine Blutkapillare hin (Taf. V, Fig. 37, Taf. VI, Fig. 48 *V*) und öffnet sich distal. Die Blutflüssigkeit gelangt aus einem starken Blutgefäß, das sich seitlich im Augenstiel bis an die Basalmembran verfolgen läßt, in dieses distal offene Kapillargefäßnetz und tritt von hier durch jene Längsspalten in das Auge ein; aus dem Auge gelangt sie durch zahllose Öffnungen der Basalmembran heraus.

Die Basalmembran ist seit Swammerdam allen, die sich mit der Anatomie der Fazettenaugen beschäftigt haben, bekannt gewesen. Man findet sie oft nur genannt und nicht näher beschrieben.

Das Nebenauge.

(Taf. I, Fig. 2, 3, 4, 5, 6, Taf. II, Fig. 8 *O*, Taf. IV, Fig. 36.)

Ich habe oben bereits erwähnt, daß am Rande des großen halbkugelförmigen Auges, das ich von nun an Hauptauge nennen will, und zwar auf dessen Dorsalseite, ein kleiner schwarzer Punkt wahrzunehmen sei; das ist das Nebenauge. Die Untersuchung dieses äußerst niedlichen Organs gestaltet sich sehr schwierig, da das Pigment nahezu alles darin verdeckt; es mußte daher entpigmentiert werden. An derart behandelten und tingierten Schnitten, erkennt man, daß das Nebenauge auch ein Fazettenauge ist (Taf. I, Fig. 6, Taf. IV, Fig. 36). Es liegt in dem obenerwähnten Ring von Bindegewebe, der den Rand des Hauptauges umzieht, eingebettet. Ich muß aber gleich bemerken, daß dieses Bindegewebe durchaus nicht zwischen Haupt- und Nebenauge derart vordringt, daß das erstere vom letzteren total geschieden wäre, im Gegenteil, eines schließt an das andere unmittelbar an, während das Bindegewebe wie ein Keil bloß zwischen ihren basalen Teil tritt. Wenn sich dennoch das Nebenauge als Punkt vom Hauptauge scharf abhebt, so geschieht dies bloß bei Lichtaugen (Taf. II, Fig. 8), vielleicht auch Dämmerungsaugen, wo sich eben das Irispigment im Hauptauge einwärts zurückzieht, während es im Nebenauge in seiner Lage nahe der Oberfläche verbleibt. Bei der Daraufsicht ist weder mittelst des einfachen, noch des binocularen Mikroskopes eine Spur von einem fazettenfreien Spatium zwischen Haupt- und Nebenauge zu bemerken (Taf. I, Fig. 4, 5).

Das Nebenauge besteht aus einer kleinen Anzahl, etwa 40 Ommen, die zusammen zu einem Kugelsektor gruppiert sind. Jedes Omma zeigt bis zu einem gewissen Grade große Ähnlichkeit mit dem des Hauptauges. Es hat eine Corneafazette (Taf. I, Fig. 5; Taf. IV, Fig. 36 *CoL*) und unter derselben Corneazellen von gleicher Beschaffenheit wie jenes (Taf. IV, Fig. 36 *CoC*). Die Bildung des Zapfens seitens der 4 Kristallzellen, sowie dessen Durchtritt durch die Corneazellen bis an die Hornhaut erfolgt hier im gleichen Sinne wie dort (Taf. IV, Fig. 36 *CrC*). Es kommt auch hier zur Ausbildung eines Krystallkegels (Taf. IV, Fig. 36 *Cr*); dieser verjüngt sich allerdings stärker nach innen als der des Hauptaugenomma. An das proximale Ende des Kegels schließt ein langer, fadenförmiger Teil an, den man auf den ersten Blick dem

Stiele der Krystallzellen in dem Omma des Hauptauges gleichsetzen könnte; doch nähere Untersuchung lehrt, daß dieses Gebilde bis an den Kegel heran durchwegs feine Querstreifung aufweist; wir müssen es daher als das Rhabdom des Nebenaugenomma ansehen (Taf. IV, Fig. 36 *B*). Dieses Rhabdom ist nicht spindel-, sondern fadenförmig und verhältnismäßig sehr lang. Um den Kegel liegen mehrere Kerne (Taf. IV, Fig. 36 *RCN*). Ihre Zahl konnte nicht genau festgestellt werden; dem Habitus nach zu schließen dürften es Retinulazellkerne sein. Die Rhabdome aller Ommen des Nebenauges konvergieren sehr stark und gehen in Nervenfasern über (Taf. I, Fig. 6), die gemeinsam augeinwärts ziehen. Das Pigment, das nahezu alle hier genannten Teile bis zu dem distalen Ende der Kegel einhüllt und wie oben erwähnt in grossen Massen auftritt, wandert nicht; ich habe keinen Unterschied in seiner Lage an Licht- und Dunkelaugen bemerkt. Tapetum habe ich im Innern des Nebenauges nicht vorgefunden, dagegen etwas davon proximal von den Pigmentmassen, also mehr außerhalb des Organs.

Die Tatsache, daß *Palaemon squilla* im Besitze eines Haupt- und Nebenauges, also eines Doppelauges ist, wurde von allen, die sich mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, übersehen und erst von Rádl (1900) erkannt. In einer Fußnote seiner Publikation über den Bau des Tractus opticus von *Squilla mantis* (1900, p. 567) lesen wir: »Zu meiner großen Überraschung habe ich neuerdings schöne Doppelaugen bei *Palaemon* gefunden. Der obere Teil des Auges ist hier als kleiner schwarzer Punkt, aus etwa 20 Ommatidien bestehend, auf der Oberseite des Augenstieles entwickelt.« Rádl bemühte sich auch später (1901, p. 16) in den Bau des Nebenauges einzudringen; doch da es ihm nicht gelingen wollte, das Organ vom Pigmente zu befreien, blieb ihm vieles verborgen und darüber, was außerhalb des Pigmentes liegt, läßt sich wenig sagen; auch geschah es von Rádl in nicht ganz einwandfreier Weise. Nach der beigegebenen Figur 12 zu schließen, scheint jedenfalls das Material des Autors Schaden gelitten zu haben. Darauf führe ich es zurück, daß er die Cornea des Nebenauges ganz unregelmäßig gefaltet, statt in Fazetten eingeteilt gesehen hat. Die Corneazellen und die Zapfen sind ihm ganz entgangen; er läßt die Krystallkegel unmittelbar an die Cornea herantreten. Dagegen erkannte er die vierteilige Natur des Kegels ganz richtig. Irrtümlich ist ferner Rádl's Meinung, daß die Krystallzellen mit ihren Kernen am proximalen Ende ganz in Pigment eingehüllt liegen. Dem ist nicht so; die Krystallzellen liegen samt ihren Kernen distal vom Kegel und sind stets pigmentfrei. Meiner Ansicht nach kann der Autor bloß auf Querschnitten die Kerne der Retinulazellen gesehen haben und hielt sie für solche von Krystallzellen. Rádl meint weiter, das Pigment gehöre durchwegs Irispigmentzellen an. Es läßt sich allerdings unmöglich nachweisen, ob dies auch wirklich zutrifft, doch nach dem, was ich an Larvenaugen von *Palaemon* gesehen habe und was später noch zur Sprache kommen soll, dürfte aus der Ähnlichkeit der Rhabdomverhältnisse auch auf ein Vorhandensein von Retinapigment im Nebenauge zu schließen sein. Das Tapetum und den Nervenfaserverlauf außerhalb des Organs hat Rádl richtig erkannt. Dagegen erhebe ich Einspruch gegen seine Auffassung, derzufolge das Nebenauge vom Hauptauge durch dazwischen eingeschobenes Bindegewebe soweit abgerückt sein soll, wie er es in Figur 12 darstellt. Ich habe überhaupt den Eindruck gewonnen, daß das Nebenauge weder örtlich noch strukturell dem Hauptauge so fern steht als es Rádl gerne wissen möchte, namentlich dann, wenn man auch das Larvenauge in den Bereich der Betrachtungen zieht. Mit anderen Worten gesagt: Die morphologischen Unterschiede der beiden Teilaugen bei *Palaemon* sind nicht so groß, daß es zur Erklärung des Doppelauges zweier gesonderter Anlagen bedürfte, es ist vielmehr höchstwahrscheinlich, daß Haupt- und Nebenauge dieses Tieres aus einem einheitlichen Fazettenauge hervorgegangen sind. Auf Grund der hier gewonnenen Resultate läßt sich vielleicht einiges zur Aufklärung der namentlich in der letzten Zeit so häufig diskutierten Frage der Doppeläugigkeit der Arthropoden beitragen.

In einer eigens diesem Gegenstande gewidmeten Studie gibt Rádl (1901) eine erschöpfende Liste aller bis dahin an Krustern und Insekten beobachteten Doppelaugen an; auch bei Spinnen mit vollzählig entwickelten Augen betrachtet er je ein Medianauge mit zwei Nebenaugen zusammen als Doppelauge. Man muß wissen, daß bis auf Rádl die Doppelaugen als eine aus einheitlichen Fazettenaugen bloß durch Anpassung an spezielle Lebensbedindungen hervorgerufene Erscheinung erklärt wurden (Chun 1896,

p. 248, Zimmer 1898, p. 253, Miltz 1899, p. 48). Auf zahlreiche Fälle eigener Untersuchungen über die Doppelaugen und Angaben anderer Autoren eingehend, kommt Rádl (l. c., p. 42) zu folgenden Schlüssen: Die Seitenaugen der Arthropoden weisen stets eine doppelte Anlage auf; dieselbe gibt sich auf verschiedene Weise kund, und zwar *a)* als doppelte Anlage im Embryo, *b)* als zwei laterale Augen, beziehungsweise Augengruppen jederseits am Kopfe, *c)* als zwei gleiche oder verschiedenartige Augen (im letzten Falle pflegt das obere Auge regelmäßig weniger pigmentiert und aus größeren Ommatidien zusammengesetzt zu sein), *d)* als ein Auge mit angedeutetem Doppelcharakter. Und weil diese doppelte Augenanlage bei Arthropoden allgemein ist, lasse sie sich durch keinerlei spezielle (biologische, physiologische) Einflüsse erklären, sie habe nur in der Morphologie ihren Grund. Während also früher für das Doppelauge eine gemeinsame Anlage angenommen wurde, macht ihrer Rádl zwei geltend. Ja in manchen Fällen, wie er dies bei *Corethra* und *Tipula* (1906) und Zavřel (1907, p. 247), für *Chironimus plumosus*, *Orthocladius* und *Simulium* festgestellt hat, wäre es notwendig, sogar eine dritte Augenanlage anzunehmen, nachdem sich dort neben den beiden Larvenaugen das Imagoauge selbständig aus einer besonderen Anlage entwickelt. Nun hat sich aber bei den interessanten Untersuchungen Dietrich's (1909, p. 503) gerade für *Simulium* ergeben, daß das Imagoauge der Männchen ein typisches Doppelauge sei; außerdem bestehen hier zwei rudimentäre Larvenaugen. Soll Rádl hier Recht behalten, daß das Doppelauge auf gesonderte Anlagen zurückzuführen sei, dann genügt in diesem Falle auch die Triplizität nicht mehr und man müßte mit einer vierfachen Augenanlage rechnen. Es geht nicht an, die Larvenaugen mit dem Charakter der Doppelaugen zu verknüpfen. Dietrich hat für Dipteren gezeigt, »daß die bei den Larven bereits vorhandenen Augenanlagen in die Bildung des Imagoauges nicht mit einbezogen werden«, einerlei, ob dieses letztere ein einfaches Fazettenauge bleibt, oder ob es sich zu einem mehr oder weniger differenzierten Auge ausbilde. Die Hypothese Rádls treffe also nicht das Richtige. Nichtsdestoweniger kann sich Dietrich aber auch nicht zu der anderen Theorie, derzufolge bloß biologische Momente zu den Differenzierungen in Doppelaugen führen sollen, bequemen, denn er hat viele Dipteren gefunden, »bei denen zwar eine durch Konturen erkennbare Augenduplizität besteht, während die Teilaugen so übereinstimmend gebaut sind, daß von einer physiologischen und biologischen Bedeutung derselben nicht die Rede sein kann. Dafür ist ihm bei Dipteren mit vollends gleichaussehenden Doppelaugen eine wichtige Entdeckung gelungen; es hat sich nämlich speziell bei *Laphria* (l. c. p. 470, Taf. XXV, Textfig. 3) gezeigt, daß sich eine bestimmte unter den sieben Retinulazellen bei gewissen Ommen von oben, bei anderen von unten her zwischen die sechs übrigen einschiebt; das eine treffe nun aber ausschließlich in der oberen, das andere in der unteren Augenhälfte zu und so sei das anscheinend einheitliche Auge aus zwei spiegelbildlich gleichen Hälften zusammengesetzt. Darin erblickt Dietrich die morphologische Grundlage für die Bildung des Doppelauges; sie liegt also nicht, wie Rádl meint, außerhalb, sondern innerhalb des Fazettenauges. Der wahre Grund dieser feinen morphologischen Differenzierung ist nicht bekannt. Jenes *Laphria*-Auge, ich möchte es ein Doppelauge im weitesten Sinne des Wortes nennen, bildet für Dietrich den Normaltypus aller Doppelaugen der *Dipteren*. Infolge Anpassung an die verschiedene Lebensweise habe sich bei dem einen Tiere diese, bei einem anderen wiederum jene Hälfte des Normalauges vom ursprünglichen Typus mehr oder weniger entfernt, so daß es schließlich zu wohldifferenzierten Doppelaugen gekommen sei. Dietrich hat eine schrittweise Differenzierung des Fazettenauges in der Familie der *Empiden* lückenlos feststellen können. Beobachtungen, die entweder er selbst oder andere über die Lebensgewohnheiten verschiedener *Dipteren* angestellt haben, bestätigten immer, daß der anatomische Bau der Augen vollkommen der Biologie Rechnung trage. Es ist nämlich das besonders differenzierte Teilauge so eingerichtet, daß es dem Bewegungssehen vortrefflich dient. Für räuberische *Dipteren* ist ein solches Sehen natürlich für beide Geschlechter zwecks Selbsterhaltung wichtig und dementsprechend sind sowohl Männchen als auch Weibchen mit derart differenzierten Doppelaugen ausgestattet. Bei nichträuberischen *Dipteren* kann jenes besonders für das Bewegungssehen eingerichtete Auge den Männchen bei der Suche nach ihren Weibchen zwecks Arterhaltung dienlich sein und tatsächlich finden wir es bei

diesen Insekten nur bei den Männchen vor. Auf ein Zusammenwirken dieser beiden biologischen Faktoren führt Dietrich die Erscheinung, daß die Doppelaugen der Männchen einzelner Raubfliegen in ihrem differenzierten Bau weiter gediehen sind als die der Weibchen, zurück. Er tritt also, wie aus dem Gesagten hervorgeht, vermittelnd zwischen die beiden Theorien, indem er von der einen die Morphologie, allerdings nicht ganz im Sinne Rádls, von der anderen die Biologie für die Entstehung der Doppelaugen als mitbestimmend annimmt. Daß er aber nicht der Anschauung Rádls, sondern der anderen näher steht, scheint mir daraus hervorzugehen, daß er als Ausgangspunkt für das Doppelauge stets ein einheitliches Auge annimmt und für die Familie der Asiliden auf das morphologische Moment ganz verzichtet, dafür das biologische ganz zur Geltung kommen läßt.

Das Auftreten von Doppelaugen bei Wasserwanzen erklärt Bedau (1911, p. 448) also: »Bei *Notonecta* und *Hydrometra* ist das Ventralauge differenzierter als das Dorsalauge; von *Ranatra, Nepa* und *Naucornis* gilt das gerade entgegengesetzte. Gibt uns nun die Biologie nicht die treffendste Antwort auf die Frage: Weshalb ist bei *Notonecta* und *Hydrometra* das Ventralauge das differenziertere und bei den anderen Wasserwanzen das Dorsalauge? Das differenzierte Auge soll dem Tiere dazu dienen, die Beute möglichst detailliert zu sehen. Erblicken nun *Notonecta* und *Hydrometra* die Beute tatsächlich mit dem differenzierten, ventral gelegenen Auge, erblicken tatsächlich die anderen Wasserwanzen mit dem differenzierten dorsal gelegenen Auge ihr Opfer? *Notonecta* ist die einzige aller Wanzenformen, die sich auf dem Rüchen schwimmend fortbewegt, und *Hydrometra* ist die einzige aller Wanzenformen, die auf dem Wasser lebt. Infolgedessen muß bei *Notonecta* und *Hydrometra* das differenzierte Auge gerade entgegengesetzte Lage haben wie bei den andern Wanzenformen; es muß ventral gelegen sein. Die Differenzierung des Wasserwanzenauges in ein Doppelauge steht mit der Lebensweise der Tiere in engstem Zusammenhang.« Wie zu sehen, stützt sich Bedau auf rein biologische Gründe.

Bevor ich auf das Doppelauge von *Palaemon* übergehe, will ich noch einige Worte über die Larvenaugen dieses Tieres einfügen. Ich habe solche von eben ausgeschlüpften Tieren (Taf. IV, Fig. 32, 33) geschnitten und den Bau derselben derart gefunden: Das Larvenauge ist ein zusammengesetztes Auge und besteht aus einer großen Anzahl von Ommen. Ein jedes Omma hat seine Corneafazette (Taf. IV, Fig. 34, 35 *CoL*), die hier zum Unterschiede vom Omma des entwickelten Auges deutlich bikonvex ist, ferner zwei Corneazellen (Taf. IV, Fig. 34, 35 *CoC*), vier Krystallzellen (Taf. IV. Fig. 34, 35 *CrC*) mit einer vierteiligen Anlage des Krystallkegels (Taf. IV, Fig. 35 *Cr*) und ein langes von Pigment umhülltes Rhabdom (Taf. IV, Fig. 34, 35 *B*). Nahe dem distalen Ende des letzteren zählt man vier Kerne (Taf. IV, Fig. 35 *RCN*), offenbar Retinulazellkerne. Überdies habe ich zwischen den Krystallzellen benachbarter Ommen sehr große Kerne, die ich am ehesten Pigmentzellen zusprechen möchte, gesehen. (Auf der Mikrophotographie Fig. 35 sind zwei solche Kerne in dem ersten Omma links nächst der Cornea zu sehen.) Die Interommalräume sind im Verhältnis zu denen des entwickelten Auges sehr groß.

Vergleiche ich nun den Bau des Haupt-, Neben- und Larvenauges, so scheint es mir, daß das Nebenauge in seinen distalen Partien dem Hauptauge, in seinen proximalen dagegen dem Larvenauge näher steht. Einen Unterschied erblicke ich bloß in der Anordnung des Pigmentes, das im Larvenauge nur die Rhabdome, im Nebenauge aber die ganzen Ommen und im Hauptauge abwechselnd beide diese Teile umhüllt. Aus dieser Betrachtung folgt, daß Haupt- und Nebenauge des *Palaemon* einander morphologisch durchaus nicht fernstehen und daß das erstere in seinem Bau gewissermaßen die Mittelstufe zwischen dem Larvenauge und dem entwickelten Auge bildet. Ich habe mich überzeugt, daß das Larvenauge keine doppelte Augenanlage aufweist und glaube daher, daß das Doppelauge einem einheitlichen Fazettenauge, wie es sich im jüngsten Larvenzustande präsentiert, seine Entstehung verdankt, und zwar in folgender Weise: Durch das von oben einfallende Licht werden die dorsalen Ommen des Auges der pelagisch lebenden Larven am meisten getroffen. Sie antworten mit einer Überproduktion von dunklem Pigment, das in großen Mengen zwischen die Ommen hineinwuchert und so zunächst zu einer Schutzeinrichtung der lichtperzipierenden Nervenendapparate wird. Man kann sich weiter denken, daß bei der regen Erzeugung des Pigments, die während der Entwicklung der Ommen derart im Vordergrunde steht, die

übrigen Teile des Omma in ihrer Ausbildung zu kurz kommen; sie bleiben infolgedessen in der Weiterentwicklung stecken und werden zu Nebenaugen-Ommen. Die übrigen Ommen des Larvenauges setzen ihre Entwicklung normal weiter fort und werden zu Hauptaugen-Ommen. Es wäre somit die Entstehung des Doppelauges aus dem einheitlichen Larvenauge eine Anpassungserscheinung an die pelagische Lebensweise.

Der endgültige Bau des Nebenauges verrät, daß dieses Organ nicht wie das Hauptauge für ein detailliertes Sehen eingerichtet ist, denn bei dem geringen Krümmungsradius divergieren seine Fazetten ganz bedeutend. Dadurch wird zwar das Gesichtsfeld größer, die Sehschärfe umso geringer. Bei den viel spitzeren Kegeln ist auch die Zahl der für die Bilderzeugung wertvollsten nahezu oder gar nicht gebrochenen Achsenstrahlen eingeschränkt; es kann von diesen allerdings nicht viel verloren gehen, denn unmittelbar hinter den sehr kurzen Kegeln liegen gleich die lichtperzipierenden Elemente. Wenn auch alle in das Nebenauge eindringenden Lichtstrahlen wegen der kurzen Dimension der Kegel nicht konzentriert werden können und so für die Bilderzeugung nicht in Betracht kommen, müssen sie für die jeweils eindringende Lichtmenge in Rechnung gezogen werden. Und so empfindet meines Erachtens das Tier gerade vermöge des Baues der Ommen im Nebenauge jede Schwankung von Licht und Dunkel und ferner wegen der großen Divergenz der Einzelaugen und ihrer vortrefflichen Isolierung durch reichliches Pigment die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen sehr fein, was natürlich für ein Wesen von pelagischer Lebensweise wie die Crevette von höchster Bedeutung sein muß. So stelle ich mir die physiologische Bewertung des Nebenauges von *Palaemon* vor.

In dieser Richtung stimme ich mit Rádl, also jenem Autor, dessen morphologischer Auffassung des Nebenauges ich nicht beipflichten konnte, überein. Wer Gelegenheit hatte, die obenzitierte Schrift (1901) Rádls näher kennen zu lernen, wird zugeben, daß das 11. und zugleich letzte Kapitel jener Studie, das lediglich der physiologischen Beurteilung der Doppelaugen gewidmet ist, viel gelungener und wertvoller genannt zu werden verdient als der vorangehende morphologische Teil. Weil mir die dort mitgeteilten originellen Experimente und Beobachtungen von großem Interesse scheinen zu sein und bisher in der einschlägigen Literatur wenig Beachtung gefunden haben, will ich auf die Ausführungen jenes Verfassers näher eingehen.

Die Doppelaugen der Arthropoden haben mehrmals schon eine physiologische Beurteilung erfahren. So war es zunächst Notthaft (1880) der an Raubinsekten den oberen Teil des Auges grob, den unteren und vorderen dagegen fein fazettiert sah und daraus den Schluß zog, daß dieser letztere Teil, da er offenbar ein besseres Sehen gestatte, beim Erjagen der Beute äußerst zweckmäßig sei und sich speziell bei jenen räuberischen Tieren ausgebildet habe. Es wäre seiner Meinung nach der grobfazettierte Teil der normale, der andere dagegen der besondere. Rádl wendet ganz treffend ein, daß gerade das Gegenteil zutrifft; denn vergleichen wir Tiere, deren Augen einfach sind, mit solchen, die Doppelaugen tragen, dann finden wir, daß der feinfazettierte Teil allen gemeinsam, also normal sei, während der grobgebaute, seltener vorkommende als besonderer Anhang zu betrachten sei. Exner (1891) halte dafür, daß dort, wo er bei Doppelaugen den unteren Teil fein, den oberen dagegen weniger fein gebaut gefunden hat, dieser letztere dem Bewegungssehen, der erstere dem Formsehen diene. Das stimmt, meint Rádl zunächst nicht ganz für die Eintagsfliegen: es fangen zwar die Männchen die Weibchen im Fluge, bei der Paarung habe er jedoch beobachtet, daß die Männchen stets unten seien, ihre unteren Augenteile wären somit zwecklos. Auch für *Tabanus*, *Blepharocera* und andere Fliegen passe die Auslegung Exners nicht. Diese Tiere seien zwar Raubinsekten, aber nur insofern, als sie den Wirbeltieren Blut aussaugen. Sollten sie zum Wahrnehmen eines Rindes Doppelaugen notwendig haben, wo andere Fliegen schon mit einfachen Augen viel Kleineres sehen? Mir scheinen indessen beide Einwände Rádl's nicht kräftig genug, um Exner zu widerlegen. Was zunächst die Eintagsfliegen betrifft, so möchte ich die Worte Bernhards (1907, p. 468) hier anführen: »Die in großen Schwärmen auf- und abtanzenden Individuen sind ausschließlich die in großer Überzahl vorhandenen Männchen. Die Weibchen sitzen unterdes ruhig im Grase und beteiligen sich nicht an dem Tanz. Ab und zu steigt jedoch eines der Weibchen in schräg aufwärts gerichtetem Flug über den

Schwarm der tanzenden Männchen hinweg in die Höhe. Sofort stürzen sich diese in größerer Anzahl auf das Weibchen und suchen zur Copulation zu gelangen. Schließlich gelingt es einem Männchen, den Thorax des über ihm befindlichen Weibchens mit den langen Vorderbeinen zu umklammern und durch Aufwärtskrümmen des Abdomens seinen doppelten Penis in die getrennt mündenden Oviducte (Vagina) einzuführen. Das Pärchen erhebt sich darauf in die Lüfte und entschwindet gewöhnlich dem Auge. Etwa nach 10 Minuten, solange bleiben Männchen und Weibchen in Copula, steigt das Pärchen hernieder und trennt sich voneinander.« Ich glaube, daß dieser Beschreibung zufolge der obere Teil der Augen der ihm von Exner zugesprochenen Aufgabe vollkommen genügt; ob nun der untere zwecklos sei, wie Rádl meint, ist eine andere Frage. Zunächst müßten wir die Biologie der Eintagsfliege als Imago besser kennen lernen; sie ist uns, obzwar jener Zustand nur eine Spanne Zeit währt, noch nicht ganz bekannt. Und sollte die Beobachtung zu einem negativen Resultate führen, wer sagt uns dann, daß wir am Ende der Entwicklung der Doppelaugen der Ephemeriden stehen? Vielleicht sind sie in Rückbildung begriffen. Was aber die anderen Fliegen anbelangt, scheint mir Rádl deren Biologie nur von einer Seite, und zwar der der Selbsterhaltung zum Einwand heranzuziehen; den anderen Faktor, den der Arterhaltung berücksichtigt er überhaupt nicht. Gerade in der letzten Zeit hat Dietrich (1909, p. 529), wenn auch nicht für Tabaniden, so doch für die ihnen nahestehende Familie der Simuliden einen glänzenden Beweis erbracht, daß das differenzierte Auge der Männchen dieser Tiere vorzüglich dem letzteren biologischen Zwecke diene. Die Versuche, bei Hochzeitsflügen und Schwärmen Simuliden-Fliegen einzufangen, ergaben fast ausnahmslos nur männliche Tiere als Beute; die Weibchen schwebten offenbar höher, so daß sie das Netz nicht erreichte. Dietrich weist mit Recht auf den analogen Fall bei den Ephemeriden hin und meint, daß auch hier das dorsale, differenzierte Auge den Männchen dazu diene, die über ihnen schwebenden Weibchen wahrzunehmen. Es macht ihm ferner die Wahrnehmung, daß bei nichträuberischen Fliegen bloß die Männchen mit Doppelaugen ausgestattet sind, die Annahme einer sexuellen Bedeutung dieser Gebilde höchstwahrscheinlich. Es erübrigte zur vollkommenen Beweisführung der Richtigkeit der Annahme Dietrich's nur noch die Familie der Empiden, bei denen das differenziertere Auge zum Unterschiede von anderen nicht auf der Dorsalseite, sondern auf der Ventralseite liegt, auf ihr Verhalten zur Paarungszeit zu prüfen; ergäbe sich's, daß hier die Weibchen tiefer schwärmen als die Männchen, dann ist der Sexualcharakter des differenzierten Auges für jene Tiere einwandfrei dargetan.

Rádl beurteilt weiter Chuns Theorie der Doppelaugen, die sich im Wesentlichen mit der Exners deckt und überdies besagt, daß Doppelaugen insbesondere für Tiere im Halbdunkel von Bedeutung sind. Nun aber seien weder *Palaemon* noch *Squilla* Tiere aus der Dämmerungszone des Meeres und hätten doch Doppelaugen. Das aber habe wohl Chun richtig erkannt, daß nur die in der Tiefsee pelagisch lebenden Kruster vollkommen differenzierte Doppelaugen besitzen, nicht aber solche, die am Boden des Meeres verbleiben. Gegen Kellog (1898), der die differenzierten Augen des Dipters *Blepharocera capitata* bei Männchen dahin erkläre, daß gerade diese Tiere, die den Warmblütern das Blut aussaugen, ihre Beute besser sehen müssen, wendet Rádl ein, daß viel eher die Weibchen, die ja vom Nektar kleiner Blumen sich nähren, solche Augen nötig hätten. Zimmer (1898) deute die Doppelaugen der Männchen von Eintagsfliegen dahin, daß diese Tiere in der Dämmerung schwärmen und die Weibchen zwecks Begattung besser bemerken können. Es sei übertrieben, meint Rádl, daß die Ephemeriden in der Dämmerung fliegen; sie schwärmen im Sommer bereits um 4 Uhr nachmittags. (Hat der Autor auch die Paarung der Tiere um diese Zeit schon beobachtet?) Miltz (1899) bediene sich für das Polyphemidenauge der Chun'schen Erklärung, daß nämlich das Doppelauge dieser Tiere eine Anpassungserscheinung an die Dämmerungszone, in der sie leben, sei. Rádl kommt es merkwürdig vor, daß Cladoceren, die gerade in dieser Zone ihre Zufluchtsstätte haben, nicht ebensolche Doppelaugen aufweisen.

Gegen alle bis dahin unternommenen Erklärungsversuche der Doppelaugen hat Rádl im Einzelnen etwas einzuwenden. Er meint, jene Deutungen können auch nicht das Richtige treffen, weil sie auf schlechtem Grund stehen, nämlich der Idee Johannes Müllers, derzufolge die Fazettenaugen dem Formsehen dienen. Da suche man überall die Retina und das Bildchen; je genauer dieses, desto vollkommener sei das

Sehen. Exner sei bisher der einzige, der auf einen fruchtbaren Gedanken vom Sehen, nämlich das Bewegungssehen als eine besondere Fähigkeit des Fazettenauges, gekommen sei. Nur habe er diese seine geistreiche Idee nicht zur richtigen Geltung gebracht, da er den Insekten auch ein Formsehen einräume und nicht genug Nachdruck darauf legte, daß die Perzeption der Bewegungen von der der Formen ganz unabhängig sei. Und gerade deshalb, weil man bisher immer wissen will, wie ein Tier mit Fazettenaugen die Dinge ansieht, ohne sich zu fragen, ob es dieselben überhaupt schaue, sei man zu Resultaten gekommen, wie, daß das Fazettenauge für das Formsehen sehr schlecht sei, oder gleich Forel und Plateau, daß das Scheitelauge mancher Insekten trotz seiner morphologischen Entwicklung physiologisch wertlos sei. Rádl ist im Gegenteil der Ansicht, daß die Augen der Insekten höchst vollkommen funktionieren, allerdings nicht im anthropozentrischen Sinne, sondern einem ganz anderen. Die Arthropoden sehen überhaupt ganz anders als der Mensch; dafür bringt der Autor einige seiner Betrachtungen zum Beweis. Er setzte einige Daphnien in ein Uhrglas, das von unten verfinstert, von oben beleuchtet wurde; mit wenigen Ausnahmen schwammen alle Daphnien mit dem Rücken nach oben. Wurden sie im selben Glase dagegen nur von unten belichtet, so legten sie sich auf den Rücken und schwammen auch in dieser Lage. Warum kehren die Daphnien dem Lichte ihren Rücken? Die Augen dieser Tiere seien daran schuld. Dies hat der Autor an *Simocephalus* klar beobachten können. Wurde ein solches Tierchen unter das Deckglas auf dem Rücken liegend gebracht, dann drehte es sich, wenn man den Kreuztisch bewegte, mit seinem ganzen Körper im gleichen Sinne um sein Auge herum. Umgekehrt konnte Rádl auch das Auge allein durch wechselnde Belichtung zu deutlichen Bewegungen veranlassen. Vermöge der Augenmuskeln stellen also Daphnien und *Simocephalus* den Scheitelpunkt ihrer Augen in den Strahlengang, worauf sich erst dann der Körper dementsprechend phototropisch dreht. Dies geschieht ganz mechanisch und wurde auch bei Embryonen im Mutterleibe beobachtet. Auch bei vielen anderen Cladoceren und Copepoden hat Rádl solche Bewegungen feststellen können. Und da die Polyphemiden, was den Augenmuskelapparat anbelangt, den Daphniden ähnlich seien, könne man annehmen, daß, da sie gegen Licht viel empfindlicher sind und viel energischer reagieren, sie sich ebenso zum Licht orientieren, und damit stünde man der physiologischen Erklärung ihrer Doppelaugen näher: die obere Partie des Auges hier ist empfindlicher für Lichtschwankungen als bei Daphnia. Hierauf zieht Rádl einen Vergleich zwischen der Funktion der Cladocerenaugen und den Statocysten; durch diese orientieren sich die Tiere zum Erdmittelpunkt, durch jene zur Lichtquelle. Tiere mit Doppelaugen seien imstande, ihre Gleichgewichtslage zum Lichte leichter einzuhalten als solche mit einfachen Augen. Das lehre die Erfahrung an Libellen; solche mit einfachen Augen flattern wie Schmetterlinge unsicher, die mit Doppelaugen dagegen fliegen elegant und sicher. Kruster mit Doppelaugen dürften sich wohl zumeist in der Vertikalebene bewegen, also auf und nieder schweben. Rádl kommt endlich zu dem Schlusse, daß Tiere mit Doppelaugen sich viel leichter orientieren können als ohne solche.

Wie aus meiner physiologischen Beurteilung des Nebenauges zu ersehen, bin ich zu der gleichen Auffassung gekommen; schreibe ich doch diesem Organ eine erhöhte Unterscheidung der Lichtquantitäten zu. Ich möchte noch hinzufügen, daß gerade die dorsale Lage desselben für den Kruster mit pelagischer Lebensweise zu Orientierungszwecken von eminenter Bedeutung sein kann. Darin aber kann ich Rádl nicht zustimmen, wenn er meint, daß das Fazettenauge nicht mehr leisten sollte, als Licht und Dunkel voneinander zu unterscheiden; dazu würden viel bescheidener gebaute Organe genügen als Fazettenaugen von jenem komplizierten Bau mit Cornealinsen, dioptrischen Apparaten, Retinulae, Pigment und Tapetum sowie der Wanderfähigkeit der beiden letzteren Gebilde. Und es hieße auch von einer Anzahl tatsächlich gediegener Beobachtungen aus der Natur über Lebensgewohnheiten verschiedener Arthropoden im Hinblick auf ihren Gesichtssinn nichts wissen wollen. Rádl ist meiner Ansicht nach hierin zu weit gegangen. Es mag ja sein, daß in dieser Richtung viel gesündigt wird, namentlich dann, wenn das Sehen der Arthropoden nach anthropozentrischem Maß beurteilt wird. So heißt es immer, alle Tiere mit Fazettenaugen sehen schlecht, natürlich in unserem Sinne »schlecht«, sollte hinzugefügt werden; von einem richtigen Standpunkt aus wird man wohl bekennen, daß sie soviel sehen, als der Lebensweise eines jeden entspricht.

Der Subocularraum.

(Taf. II, Fig, 81.)

Unterhalb der Basalmembran breitet sich der bereits mehrmals erwähnte suboculare Raum in Form einer nahezu halben Hohlkugel aus. Man findet hier mehr oder weniger Pigment und weniger oder mehr Tapetum, je nachdem das Auge ein Dunkel- oder Lichtauge gewesen war, ferner Blutgefäße. Ein ganz besonders Gepräge geben aber diesem Raume die ungemein zahlreichen, nach den Ommen zu Bündeln vereinigten Nervenfasern, die alle zur Achse des Augenstieles konvergierend in einer etwa doppelten Rhabdomlänge durch diesen Raum ziehen. Sie erreichen alsbald das

Retinaganglion.

(Taf. I, Fig. 7, Taf. II, Fig 8, Taf. IV, Fig. 34, 35 *GR.*)

Auf den ersten Blick scheint das Retinaganglion einfach gebaut zu sein und bloß aus einer distalen konzentrischen Kernzone und einer proximalen palissadenähnlichen Nervenfaserbündelschichte zu bestehen. Bei näherem Studium erkennt man jedoch, daß die Verhältnisse des histologischen Baues dieses Ganglions viel komplizierter sind. Ich unterscheide in der Kernzone zweierlei Kerne und zwar peripher solche von Bindegewebszellen (Taf. IV, Fig. 30, 31 *CCN*), die denen von anderen Stellen des Augenstieles vollkommen gleichen und zentral einen Haufen von Ganglienzellkernen (Taf. IV, Fig. 30, 31 *GCN*). Weil wir bereits im gangliösen Teil des Auges sind, kann alles Bindegewebe mit Neuroglia bezeichnet werden und es stellt sich somit die Kernzone folgendermaßen dar: Eine Neurogliakapsel mit einschichtiger Decke und einschichtigem Boden schließt einen Polster von Ganglienzellen allseits ein. Eng nebeneinander ziehen die Nervenfaserbündel durch diese Kernzone hindurch.

Ganz merkwürdig schien mir das Verhalten der Ganglienzellkerne gegenüber den Nervenfaserbündeln, da sie sich zu ihnen mitunter in Ketten anreihen (Taf. IV, Fig. 30). Man wird unwillkürlich zu der Vermutung verleitet, daß da zwischen Fasern und Ganglienzellen irgendein Zusammenhang bestehe; nachweisen konnte ich einen solchen nicht. Die mittlere Partie des Retinaganglion ist charakterisiert durch den besonders stark hervortretenden Verlauf der Nervenfaserbündel; ich will diese Zone ihres Aussehens wegen kurz Palissadenschichte nennen (Taf. I, Fig. 7, Taf. IV, Fig. 30 *P*). Wiederholte Zählungen an Medianschnitten durch das Auge ergaben stets eine Übereinstimmung in der Zahl der Rhabdome und der Nervenfaserbündel in dieser Zone — sie schwankten zwischen 95 und 110 — und ich bin daher überzeugt, daß die Selbständigkeit eines jeden Omma bis in diese Zone gewahrt bleibt. Übrigens ist auch noch weiter einwärts für die Isolierung der einzelnen Bündel hinlänglich gesorgt. Unterhalb der Palissadenschichte breitet sich nämlich ein dichtes Neurogliageflecht aus; dieses sendet zwischen die einzelnen Bündel Geflechte hinein, so daß jene ganz umsponnen erscheinen. Überdies habe ich längs eines jeden Bündels eine besonders starke Faser distal ziehen und in der halben Höhe der Palissaden rechtwinkelig dorsoventral umbiegen gesehen. Sie löst sich wie alle ihresgleichen in ein dünnes Geflecht feinster horizontal verlaufender Gliafasern auf. Bisweilen trifft es sich an gut gefärbten Schnitten, daß man neben einem jeden Bündel in der Mitte der Palissadenschichte einen dunklen, von einem lichten Hofe umgebenen Punkt liegen sieht; es ist nichts anderes als je ein Querschnitt durch die umgebogene Neuroglia-Hauptfaser, die innerhalb eines Kanals zu verlaufen scheint. In dem obenerwähnten, basal von der Palissadenschichte gelegenen Neurogliageflecht liegen unregelmäßig verstreut spärliche Ganglienzellen.

Von allen Angaben, die über die optischen Ganglien der Kruster gemacht worden sind, will ich hier sowie im Folgenden nur die Parkers (1895) und Rádls (1900, 1902) zum näheren Vergleiche heranziehen, da ich den Eindruck gewonnen habe, daß diese zwei Autoren jenem Gegenstande die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt haben, und zwar der erste vornehmlich an *Astacus,* der letztere an *Squilla.*

Parker (1895, p. 40) unterscheidet am Retinaganglion von außen nach innen vier Schichten: 1. eine äußere Kernschichte, 2. eine Faserschichte, 3. eine innere Kernschichte, 4. die Punktsubstanz. In der ersten und dritten Schichte sieht er eine der ektodermalen Neuroglia nicht unähnliche Substanz; die Faserschichte soll keine Kerne enthalten und demzufolge nicht selbständig sein, sondern ein Produkt der beiden früher erwähnten. Ich möchte hiezu bemerken, daß Parker die zweite Schichte nicht richtig beurteilt hat; ihm sind die Ganglienzellkerne entgangen, was sehr leicht geschehen kann, wenn nicht nach Kernstrukturen differenziert wird. Daß er statt einer Kernzone eine kernlose Faserzone setzt, auch dies kann ich mir leicht erklären; offenbar waren es keine Medianschnitte durch das Auge, nach denen Parker seine Diagnose gestellt hat; auch ich besitze Schnitte, die zu der Parker'schen Auffassung verleiten, doch muß man bei solchen darauf Bedacht nehmen, daß die Neurogliakapsel in ihnen mehr oder weniger schief getroffen ist, daß sie ferner gegen den Rand hin die Flächenansicht der Decke und des Bodens bieten und daß gerade hier auch der Ganglienkernhaufen an Dicke abnimmt, so daß er endlich ganz fehlt und wir lediglich Neuroglia im Paratangentialschnitt antreffen. Was nun die vierte Schichte, die »Punktsubstanz« anbelangt, sah Parker bereits die regelmäßige Anordnung der Faserbündel, erkannte auch ihre innere Beziehung zu den Ommen und billigte vollkommen die von Viallanes (1892) gebrauchte Bezeichnung derselben als »Neurommatidien«. Er will weiter gesehen haben, daß sich eine jede Faser des Bündels im Innern der Punktsubstanz in Dendriten auflöse. Hier endigen seiner Ansicht nach die proximalen Fortsätze der Retinulazellen oder die Neuronen erster Ordnung. Andere Dendriten, den ersten opponiert, sollen sich zu Fasern vereinigen und diese letzteren die Punktsubstanz proximal verlassen; das seien die Anfänge der Neuronen zweiter Ordnung. Diesen Befund Parker's kann ich für *Palaemon* nicht bestätigen; im Gegenteil, unzähligemale konnte ich Fasern der Bündel durch die ganze Dicke der sogenannten Punktsubstanz ununterbrochen verfolgen. Allerdings war es mir unmöglich zu konstatieren, ob alle Fasern der Bündel diesen Verlauf nehmen; es könnte ja sein, daß nur ein Teil derselben sich in Dendriten auflöse; ich halte es aber für unwahrscheinlich und glaube, daß die obenerwähnte horizontale Faserschichte der Glia in halber Höhe der Palissaden Parker irregeführt hat. Ferner sei hier noch bemerkt, daß der Austritt der Fasern aus dem Retinaganglion in derselben Anordnung von Bündeln erfolgt wie ihr Eintritt, ein Umstand, den Parker nicht erwähnt, der mir jedoch auch für einen ununterbrochenen Verlauf der Fasern zu sprechen scheint. Das basale Neurogliageflecht hat jener Forscher übersehen. Rádl (1900, p. 582) erkennt am Ganglion retinae von *Squilla* folgende sechs Schichten: 1. Schicht der Neurogliazellen, 2. Schicht der Zellen mit langen horizontalen Fortsätzen, 3. innere Schicht der Neurogliazellen, 4. Punktsubstanzschicht, 5. Schicht der proximalen Neurogliazellen, 6. Schicht der proximalen Zellen mit horizontalen Fortsätzen. Einen Fortschritt gegen die obige Parker'sche Auffassung bildet zunächst die Erkenntnis der zweiten Schichte. Diese zeichne sich durch horizontal gestreckte Kerne, die Zellen mit je zwei langen, horizontalen Fortsätzen angehören, aus; jene Zellen sollen in ihrer Gesamtheit ein Geflecht bilden; ihre Natur kennt der Autor nicht. Ich sehe diese Zellen als Ganglienzellen an und zwar aus dem Grunde, weil ihre Kerne eine frappante Ähnlichkeit mit Ganglienzellkernen aus der Retinula haben. Die Punktsubstanz besteht nach Rádl aus zwei Elementen, einem Neurogliageflecht und den Nervenknoten (meinen Palissaden). Das wesentliche bei seiner Auffassung dieser Nervenknoten ist, daß die aus den Ommen kommenden Nervenfasern sich an der distalen Grenze des Ganglions in ihre Fibrillen auflösen sollen. Einige von diesen gehen geraden Wegs proximal weiter, andere aber biegen mehr oder weniger nach den Seiten um und treten erst dann in die benachbarten Nervenknoten ein. Nach der dazugehörigen Abbildung träfe das erstere bei *Squilla* nur bei sehr wenigen zu, das letztere bei den meisten, ja die Umbiegung erfolgte, wie Rádl zeichnet, bis zur horizontalen Lage. Nach dem Durchtritt durch den Nervenknoten konvergieren wieder die einzelnen Fibrillen zu größeren Bündeln, um das Ganglion zu verlassen. Ich bin außer Stande gewesen, bei *Palaemon* etwas derartiges in der Palissadenschicht zu unterscheiden. Auf mich macht es, wie schon einmal erwähnt, den Eindruck, daß jedes Faserbündel nur aus den Fasern, die von dem entsprechenden Omma kommen, bestehe und ein selbständiges, isoliertes Element vorstelle. Die Bildungen von horizontalen Fasergeflechten glaube ich

stets auf Rechnung der Glia setzen zu können. Bei Rádl vermisse ich die in der halben Höhe der Palissaden umbiegenden starken Gliafasern mit ihrem Geflecht; vielleicht kommen sie bei *Squilla* nicht vor. Als fünfte Schichte des Ganglions nennt jener Autor eine Zone proximaler bipolarer Zellen, als eiue sechste endlich eine solche von proximalen Neurogliazellen. Wenn ich von demselben Bestreben wie Rádl geleitet wäre, den Bau des Ganglions nach Schichten einzuteilen, dann würde die Schichte der Neurogliazellen nicht auf die letzte Stelle, sondern auf die vorletzte kommen; denn es breiten sich unmittelbar unter der Palissadenschicht Neurogliazellen mit ihren Fortsätzen zu einem dichten Geflecht aus. Die hier versprengten spärlichen Ganglienzellen liegen stets weiter einwärts und genügen zur Aufstellung einer selbständigen Schichte nicht.

Nachdem die Faserbündel das Retinaganglion verlassen haben, nehmen alle jene von ihnen, die der vorderen Partie angehören, ihren Verlauf nach hinten, die der hinteren Partie dagegen einen solchen nach vorn. Die Folge davon ist die Entstehung der ersten Nervenkreuzung (Taf. I, Fig. 7 K_1). Es muß betont werden, daß diese Kreuzung antero-posteral und nicht dorso-ventral erfolgt, aus welchem Grunde sie auf Medianschnitten, die dorso-ventral geführt werden und auch das Nebenauge treffen (Taf. II, Fig. 8) gar nicht zum Vorschein kommt. Die randständigen Bündel verlaufen am meisten geneigt; mit dem Abstande von der Ganglienknotenmitte nimmt ihre Neigung ab, so daß die zentralen nahezu senkrecht stehen. Ich möchte hier noch bemerken, daß die Kreuzung bündelweise erfolgt.

Das erste optische Ganglion.

(Taf. I, Fig. 7, Taf. II, Fig. 8, Taf. IV, Fig. 34 *GO I*).

Analog dem ersten besteht auch dieses optische Zentrum im Wesentlichen aus zwei Teilen und zwar aus einer peripheren Masse von Ganglienzellen und einer zentralen von Nervenfasern. Die erstere wäre, was ihre Form anlangt, am ehesten mit einem Ring zu vergleichen, die letztere hat die Form einer dicken Kugelschale und füllt gewissermaßen die Öffnung jenes Ringes auf der proximalen Seite aus. Die Faserbündel treten an die stark vorgewölbte Außenseite dieses letzteren Gebildes heran; in den Ganglienzellring habe ich sic nicht direkt eintreten, sondern stets nur seine Innenseite eng streifen gesehen. Dafür aber konnte ich des öfteren bemerken, daß deutliche Faserbündel aus diesem Ring an die Außenseite des zentralen Faserkörpers ziehen. Aller Wahrscheinlichkeit nach treten also die Fasern mit den Ganglienzellen in Beziehung. Für die mehr axialen, von dem Retinaganglion kommenden Faserbündel, die wegen ihrer wenig oder gar nicht geneigten Lage den peripheren Ring niemals erreichen, scheinen besondere Ganglienzellgruppen zu bestehen. Auch hier sah ich ganze Ketten von Ganglienzellkernen die Nervenfaserbündel begleiten, welcher Umstand darauf hindeutet, daß die Ganglienzellen mit den Faserbündeln etwas zu tun haben müssen. Der kugelschalenähnliche Faserkörper ist mehr als doppelt so dick als die analoge Palissadenschichte des Retinaganglion; er läßt im Gegenteil zu jener die markanten Faserbündel vollkommen vermissen; hingegen ziehen zahllose Nervenfasern dicht aneinander gedrängt durch denselben hindurch. Es ist mir trotz der beträchtlichen Dicke dieses Körpers gelungen, die eine oder andere Faser innerhalb desselben nahezu ganz zu verfolgen. Als Stützsubstanz dient natürlich auch hier wiederum Neuroglia. Ich habe nicht weniger als fünf konzentrische Lagen von Geflechten mit horizontalverlaufenden starken Hauptfasern unterscheiden können und stelle mir vor, daß von diesen zahllose Zweige abgehen, die unter beständiger Teilung sich immer mehr verdichten, so daß es schließlich zu mehr oder weniger lockeren Zonen kommt, deren viele an diesem Ganglion unterschieden werden können und die sich besonders bei künstlicher Färbung in konzentrischen Bogenlinien deutlich abheben. Gliazellkerne sah ich peripher um den ganzen Faserkörper und in seinem Inneren unregelmäßig verstreut; unter denen, die proximal lagen, verrieten mir zahlreiche Ganglienzellkerne die Anwesenheit der dazugehörigen Zellen; allerdings war es mir nicht möglich, dieselben näher kennen zu lernen.

Parker nennt diesen Teil des Ganglions ganz analog jenem im Retinaganglion wieder die Punktsubstanz. Er läßt in derselben eine jede der ein- und austretenden Nervenfasern in Dendriten aufgehen und kommt so zu der Aufstellung der Neuronen zweiter Ordnung. Diese sollen seiner Ansicht nach in der Punktsubstanz des Retinaganglion ihren Anfang nehmen, kreuzen hierauf einander, treten mit ihren Ganglienzellen in Verbindung und endigen in der Punktsubstanz des ersten optischen Ganglions. Ich habe ebensowenig wie in der Palissadenschichte oben, noch in der Faserschichte hier unten Dendriten nachweisen können. Rádl (1902, p. 55) sieht in diesem Ganglion den kompliziertesten Apparat der nervösen optischen Zentralorgane, beschreibt ihn ausführlichst und kommt dazu, nicht weniger als 19 Schichten in dessen Punktsubstanz bei Libelluliden zu unterscheiden.

Nach ihrem Austritt aus dem ersten optischen Ganglion gehen die Nervenfasern die zweite Kreuzung. ein (Taf. I, Fig. 7 K_2.) Von ihr gilt das von der ersten Gesagte bloß mit dem Unterschiede, daß die Fasern wegen des stark genäherten nachfolgenden Ganglions viel kürzer sind.

Das zweite optische Ganglion

(Taf. I, Fig. 7, Taf. II, Fig. 8, Taf. IV, Fig. 34 *GO II*)

gleicht im Wesentlichen dem ersten. Unterschiede ergeben sich in folgenden Punkten: Der Ganglienzellring ist auf der einen Seite bedeutend stärker als auf der anderen, der Faserkörper etwas kleiner und hat ausgesprochene Brotlaibform; sein Gangliengerüst scheint im allgemeinen zarter zu sein als das des vorigen. Die Gruppierung der Ganglienzellkerne ist hier ebenso zu beobachten wie am ersten Ganglion. Ich glaube, daß Parkers Neuronen dritter Ordnung, die er hier bemerkt haben will, ebensowenig nachweisbar sind wie oben die der ersten und zweiten Ordnung.

Die aus dem zweiten optischen Ganglion austretenden Nervenfasern bilden ein dichtes Gewirr, das den ihm sonst beigelegten Namen der dritten Nervenkreuzung mit Rücksicht auf die beiden ersten kaum verdient. Dieses Gebilde löst sich alsbald proximalwärts in mehrere dicke Faserstränge auf, deren jeder in das

dritte optische Ganglion

(Taf. II, Fig. 8, Taf. IV, Fig. 34 *GO III*)

zieht. Es ist schwer, die Form dieses Knotens zu schildern. Man könnte dieses Nervenzentrum am ehesten mit einem knollenartigen Gebilde mit runzliger Oberfläche vergleichen. An Schnitten sieht man, daß es aus mehreren kleinen dorsalen und einem überaus großen ventralen Knoten besteht, die insgesamt durch zahlreiche Fasern auf das engste miteinander zusammenhängen. Diese Teile bilden gewissermaßen die Fasersubstanz des dritten Ganglions, während an ihrer Peripherie größere oder kleinere Gruppen von Ganglienzellen gelagert sind; so fehlt es auch diesem optischen Zentrum an keinem der beiden wesentlichen Bestandteile. Um nur der Vollständigkeit Genüge zu tun, erwähne ich, daß Parker konsequenterweise hier Neuronen vierter Ordnung aufgestellt hat.

Aus diesem letzten optischen Zentrum sieht man endlich einen dicken Nerv, den Nervus opticus heraustreten; er gehört jedoch mit einem ganz kurzen Stück dem Augenstiele an.

Außer den genannten Teilen habe ich im Augenstiele noch Muskeln (Taf. II, Fig. 8 *Mu*), das obengenannte starke Blutgefäß, ferner Coelomlücken (Taf. II, Fig. 8 *C*) und Bindegewebspolster vorgefunden.

Über die Ursachen der Pigment- und Tapetumwanderung.

Das Interessanteste an Pigment und Tapetum im Fazettenauge ist ihre Wanderung. Es wurden wiederholt Versuche gemacht, die über die wahre Ursache dieser Erscheinung Aufklärung bringen sollten. Exner (1891, p. 160) war der erste, der sich die Frage vorlegte, »ob die Pigmentverschiebungen im Krebsauge direkte Lichtwirkungen oder ob sie reflektorisch ausgelöste Bewegungen sind«. Er machte

folgende Beobachtung: Exstirpierte Dunkelaugen verblieben trotz greller und lang andauernder Belichtung Dunkelaugen, exstirpierte Lichtaugen trotz vollkommener und langandauernder Verdunklung Lichtaugen. Daraus schloß jener Forscher, daß die Pigmentbewegungen reflektorisch ausgelöst sein dürften. Allerdings wäre seiner Meinung nach die direkte Lichteinwirkung nicht auszuschließen, denn man könne sich vorstellen, »daß eine hinlänglich rasche Abnahme der Erregbarkeit nach Abtrennung des Auges auch die Ursache für das Verbleiben des Auges in dem Zustand sein kann, in welchem es sich in dem Momente der Exstirpation befindet«. Ich glaube aus den Worten Exners entnehmen zu können, daß es sich ihm bei diesen Versuchen bloß um eine vorläufige Orientierung gehandelt habe und er deshalb die Diagnose auf Dunkel- und Lichtauge nur nach der Erscheinung des Augenleuchtens gestellt hat, denn der Schluß aus diesem letztern Phänomen auf die jeweiligen Pigmentverschiebungen ist sonst nicht genug präzise. Gehen wir einmal der Erscheinung des Augenleuchtens auf den Grund und vergegenwärtigen wir uns die Bilder des Inneren von Licht- und Dunkelaugen. Das Augenleuchten beim Fazettenauge tritt ein, wenn allen in das Auge einfallenden Strahlen vermöge der distalen Stellung des Irispigmentes der Weg zu den Rhabdomen offen steht und wenn diese statt von Pigment von großen Tapetummassen umlagert werden (Taf. V, Fig. 37); die auf diese stark reflektierende Substanz auffallenden Lichtstrahlen werden in unser Auge zurückgeworfen und so »leuchtet« das Auge. Nun ist es meiner Ansicht nach ganz gut denkbar, daß dieses Leuchten eine zeitlang andauern kann, vielleicht unter allmählicher Abnahme, von der unser Auge nichts merkt, wenn auch Pigment und Tapetum ihre Wanderung angetreten haben, das heißt mit anderen Worten, jene beiden Substanzen können bereits in ziemlich hohem Grade in den Erregungszustand versetzt worden sein und wir denken, sie stünden unbeeinflußt. Nur Schnitte durch das Auge können in solchen Fällen volle Klarheit bringen. Übrigens hat es sich nur um einen einzigen Fall gehandelt, an dem Exner nach einem Zeitintervall von 17 Stunden seit der Exstirpation das Fortleuchten der Augen beobachtete. Es ist höchstwahrscheinlich, daß jener Krebs Pigment und Tapetum ohne Bewegungsvermögen in seinen Augen besessen hat. Bei den Hunderten von Crevetten, die ich beobachtete, fand ich manchmal Tiere, die bloß ein normales Auge besaßen; das andere blieb pechschwarz, also Dunkelauge, selbst wenn ich das Tier stundenlang der grellsten Belichtung aussetzte; natürlich war auch der gewissermaßen umgekehrte Fall nicht selten, daß das eine Auge trotz aller Versuche Lichtauge blieb, während das andere normal auf Licht und Dunkel reagierte. Ja selbst solche Fälle kamen vor: In einem der beiden Augen änderte sich das Aussehen bei Belichtung und Dunkelheit bloß in einem Augenteil, in einem begrenzten Ommenbezirk; das übrige Auge reagierte gar nicht. Das alles sind Abnormitäten, die gar nicht so selten bei den Krebsen vorzukommen scheinen und daher bei Versuchen mit in Betracht gezogen werden müssen. Wichtig scheint mir durch Exners erste Versuche bereits die Feststellung der Tatsache, daß »die abgetrennten Augen in voller Lichtstellung verblieben waren«, obzwar sie eine Nacht hindurch im Dunkeln gehalten wurden.

Ein anderer von demselben Autor beschriebener Fall ist auch höchst bemerkenswert. Von den im Dunkelkasten gehaltenen Tieren (*Palaemon* dürften es gewesen sein) ist eines aus dem Aquarium herausgesprungen und geriet in eine Tasse, die einige Zentimeter hoch Seewasser enthielt. Der Krebs zeigte am Schlusse des Versuches zum Unterschiede von allen anderen im Aquarium, also unter möglichst natürlichen Verhältnissen gehaltenen, Lichtaugen. Exner macht gerade im Hinblick auf diesen Fall darauf aufmerksam, wie notwendig es sei, daß die Tiere bei Versuchen unter möglichst natürlichen Bedingungen gehalten werden müssen.

Eine interessante Tatsache hinsichtlich der Pigmentverschiebung im Fazettenauge ist von Kiesel (1894) aufgedeckt worden. Dieser Autor stellte nämlich fest (p. 107), »daß in den Augen von Nachtschmetterlingen, die beständig im Dunkel gehalten werden, das Pigment sich einmal periodisch nach der einen Richtung, dann nach der anderen Richtung verschiebt«. Die Regelmäßigkeit des Auftretens dieser Erscheinung brachte ihn auf den Gedanken, daß die eine Pigmentstellung auf den wachen Zustand, die andere auf den Schlaf des Tieres zu beziehen sei. Er schloß nun weiter: Nachdem die Nachtschmetterlinge bei Nacht lebhaft sind und ihre Augen leuchten, so ist die distale Stellung des Irispigmentes, die

jenes Phänomen ermöglicht, die des wachen Zustandes; bei Tage ruhen jene Tiere zumeist in Verstecken; warum sollte man nicht annehmen, daß sie kein Schlafbedürfnis hätten? Ihre Augen leuchten jetzt nicht, denn das Irispigment sei proximal gegen die Rhabdome gerückt und das sei die Schlafstellung. Wie sich Kiesel die Ursache dieser Pigmentverschiebung vorstellt, geht aus diesen seinen Worten hervor (p. 116): »Von diesem rein äußerlichen Zusammenhang gelangt man aber zu einer inneren Beziehung durch die Beachtung des Umstandes, daß die Pigmentlage des nicht leuchtenden Auges viel weniger Licht eindringen läßt, als die Pigmentlage des leuchtenden Auges, daß also im ersten Falle ein Teil der den Schlaf verhindernden und störenden Ursachen beseitigt oder abgeschwächt wird. Es ist somit wohl denkbar, daß sich ein innerer Zusammenhang zwischen dem Bewußtseinszustand des Nachtschmetterlings und der Pigmentlage in seinem Auge derart ausgebildet hat, daß beim Erlöschen des Bewußtseins, beim Einschlafen des Insektes das Irispigment sich nach dem Hintergrunde des Auges verschiebt, einerlei, ob sich das Tier im Hellen oder ausnahmsweise im Dunklen befindet. Auch beim Menschen schließen sich ja analoger Weise beim Einschlafen stets die Augenlider, einerlei, ob er sich in einem hellen Raume befindet oder in einem völlig dunklen, wo kein Lichtreiz seinen Schlaf stört.« Parker (1897) machte die Frage, ob das Gehirn oder die optischen Ganglien oder direkte Lichteinwirkung die Pigmentverschiebungen verursachen, zum Gegenstande speziellen Studiums an *Palaemonetes*. Er versah ein Auge dieses Tieres mit einer Rußkappe, das andere ließ er frei. Dem Lichte ausgesetzt zeigte der Krebs an diesem typische Licht-, an jenem unvollkommene Dunkelstellung. Parker meint, daß durch den durchsichtigen Stiel des künstlich verdunkelten Auges doch etwas Licht gekommen sei und eine vollkommene Dunkelstellung des Pigmentes verhindert habe. Verdunkelte oder belichtete er nur einzelne Ommengruppen des Auges, dann vollzogen sich die Reaktionen auch nur innerhalb dieser Bezirke; die angrenzenden Ommen wiesen keine Veränderungen auf. Exstirpierte Dunkelaugen blieben bei andauernder Verdunklung Dunkelaugen; wurden sie aber nach der Exstirpation belichtet, dann gingen ihre Pigmente in Lichtstellung über. Exstirpierte Lichtaugen zeigten bei Verdunklung, einen einzigen Fall ausgenommen, nahezu keine Veränderung; im Lichte belassen wiesen solche Augen ebenfalls keine Veränderung auf. Derselbe Forscher exstirpierte ferner aus dem Auge die optischen Ganglien und stellte Versuche ganz analog den obenerwähnten an; die Resultate waren die gleichen wie mit ganzen exstirpierten Augen. Daraus schloß Parker, daß weder Gehirn noch die optischen Zentren an den Pigmentverschiebungen wesentlichen Anteil haben und daß jene auch ohne sie verlaufen; er entschied sich also für direkte Beeinflussung der Pigmentzellen von außen.

Ich habe die Versuche Parker's, was Exstirpationen anlangt, von einem anderen Standpunkte betrachtet und finde, daß sich allgemein nach gewaltsamem Eingriff Pigment und Tapetum der Lichtstellung nähern.

Nur zwei der Parker'schen Versuchsreihen schienen dieser sonst überwiegend eintretenden Erscheinung zuwiderzulaufen, und zwar, daß Dunkelaugen nach der Exstirpation bei andauernder Finsternis Dunkelaugen bleiben und exstirpierte Lichtaugen bei Verdunklung ihre Pigmente im Übergang zur Dunkelstellung zeigen sollten. Ich prüfte den ersten der beiden Fälle an *Palaemon* nach und stellte fest, daß die Dunkelstellung des Pigments und des Tapetums nach der Exstirpation nicht standhält, wie Parker behauptet, selbst wenn das Auge weiter im Dunkel gehalten wird. Ein Übergang zur Lichtstellung macht sich deutlich bemerkbar und kann schon mit freiem Auge beobachtet werden; während das dem Tiere belassene Auge pechschwarz bleibt, wird das daneben liegende grau. An Schnitten ist die Veränderung noch deutlicher wahrzunehmen und deshalb kann ich es mir nicht erklären, wie Parker zu dem obigen Resultate gekommen ist. Nicht um etwas besser fiel es mit der Nachprüfung des zweiten Falles aus. Parker bemerkte übrigens auch schon, daß die Pigmentverschiebungen nach Exstirpationen unvollkommen sind, doch soviel kann man ihnen entnehmen, daß sie im Sinne zunehmender Belichtung verlaufen.

Bell (1906) stellte Versuche über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Pigmentwanderung beim Krebs an. Er kam dank seiner exakten Methoden zu dem Resultate, daß gegen das rote Ende des

Spektrums die Reizbarkeit des Pigmentes abnehme; sie steigere sich dagegen nach dem violetten Ende. Über die Ursache der Pigmentverschiebung gibt er kein Urteil ab.

Eine ganze Reihe von Beobachtungen über Pigmentwanderung an Augen von Crevetten, Hummern und Nachtschmetterlingen verdanken wir v. Frisch (1908, p. 662 und 698). Der Autor meint, seine Resultate widersprächen einander zu viel, als daß er sich mit Bestimmtheit für den direkten Einfluß des Lichtes oder des Nervensystems als Ursache jenes Phänomens entscheiden könnte. Am ehesten glaubt er chemische Veränderungen als Grund annehmen zu können, da er den Übergang von Dunkel- in Lichtstellung bei *Deilephila* am raschesten in kurzwelligem Lichte des Spektrums vor sich gehen sah. Ich betrachte v. Frisch's Versuche als sehr wertvoll und will zeigen, daß sich nahezu an allen ein einziges einheitliches charakteristisches Moment beobachten läßt, das zur Lösung der Frage viel beitragen kann. Zu diesem Zwecke muß ich allerdings die Versuchsprotokolle jenes Autors hier kurz wiedergeben.

Es wurden *Palaemon* durch elektrische Ströme gereizt, indem die eine Elektrode in den Thorax, die andere ins Auge eingestochen, in einzelnen Fällen beide nur angelegt wurden. Die Tiere waren entweder ganz, oder vorher sagittal halbiert worden, oder es wurde mit exstirpierten Augen experimentiert. Das Resultat in allen Fällen war: Lichtaugen wurden nicht zu Dunkelaugen.

Bei Hummern wurde eine Elektrode in den Rand der Cornea, die andere in das proximale Augenstielende eingestochen. Während des Versuches brannte eine Lampe. An zwei Dunkeltieren gingen die Augen in Lichtstellung über, ohne daß eine Beschleunigung oder Verzögerung des Prozesses durch Elektrisieren hätte wahrgenommen werden können. An einem Dunkeltier, dessen Augenpigment unter dem Einflusse der Lampe in Lichtstellung übergegangen war, konnten Dunkelaugen durch elektrische Reizung nicht erzielt werden.

Deilephila und *Chaerocampa* wurden entweder aufgespießt und tetanisiert, oder es wurde der Kopf der Tiere sagittal halbiert und die Augen durch Einstich der Elektroden am Augenrand oder von der Hinterseite elektrisch gereizt. Der Autor verfügt bei dieser Versuchsreihe nur über Augenspiegelbefunde: Dunkelaugen geben das Leuchten trotz Reizung nicht auf, Lichtaugen werden nicht leuchtend.

An exstirpierten Dunkelaugen von *Palaemon,* die in schwache und starke Salzsäurelösung gelegt und dunkel gehalten wurden, gingen die Pigmente in eine Mittelstellung, die eher zur Lichtstellung neigte; es geschah dies aber in derselben Zeit wie bei Vergleichsaugen ohne Einfluß der Säure.

2 *Palaemon*, die ins Dunkle gesetzt und daselbst wegen Sauerstoffmangel erstickt waren, hatten Dunkelaugen, ein anderes Tier, das desselben Todes, aber bei Licht verendete, hatte Lichtaugen.

Wärme-, Radium-, Röntgenstrahlen übten keinen Einfluß auf die Pigmentwanderung aus.

Wurden *Palaemon*-Augen abgekappt, das heißt ganz distal vom Stiel abgeschnitten und nachher belichtet oder ins Dunkle gestellt, so waren keine bestimmten Resultate zu vermerken; entweder lagerte das Irispigment zwischen den Kegeln oder war ein wenig proximal gerückt.

Mit dem Augenstiel exstirpierte Dunkelaugen verloren das Leuchten, gleich ob Licht oder Dunkel ausgesetzt, Lichtaugen gewannen ihr Leuchten im Dunkel nicht mehr. Nach Durchschnitt des Nervus opticus war jede Pigmentwanderung unterbunden.

Wurde einem Dunkeltier ein Auge verklebt, das andere aber nicht und hierauf die Crevette an das diffuse Tageslicht gesetzt, dann war nur in zwei Dritteln des freigebliebenen Auges das Pigment in Lichtstellung übergegangen, ein Drittel des Auges wies Dunkelstellung auf. Bei Tagtieren, denen auf sechs Stunden Belichtung ein Auge verklebt worden war, blieb das offene Auge nur zum Teil Lichtauge, sonst ging es in Dunkelstellung über; in dem verklebten Auge war zur Hälfte Dunkelstellung, zur Hälfte Übergangsstellung zu bemerken.

Wurden nur einige Fazetten des Auges belichtet, dann verteilte sich die Wirkung gleichmäßig auf alle Ommen des Auges.

Ich habe die interessantesten der Versuchsresultate v. Frisch's bereits durch die Art des Druckes deutlicher hervortreten lassen. Ihnen allen kommt das Gemeinsame zu, daß künstliche Eingriffe, ob sie

sich nun auf das Tier oder direkt auf dessen Augen beziehen, zur vollen oder nahezu vollkommenen Lichtstellung führen. Es verhält sich hier also genau so wie bei den Versuchen Parkers. Übrigens erscheinen jene zwei unerklärlichen Beobachtungen dieses letzteren Autors, auf die ich oben hingewiesen habe, auch durch v. Frisch bereits widerlegt. Dafür fand ich aber wieder bei diesem zwei Versuchsergebnisse, die sich mit meiner Anschauung nicht recht vereinbaren ließen; sie betreffen die Beobachtungen bei Nachtschmetterlingen und solche beim Erstickungstod der Crevetten. Zu den ersteren der beiden Fälle muß ich bemerken, daß es gerade bei diesen Versuchen recht bedauernswert ist, daß sich v. Frisch auf nichts anderes als Augenspiegelbefunde stützen kann; wir wissen von den Bewegungen der Pigmente in den Augen der Schmetterlinge heute noch zu wenig; nur so viel steht nach den neuesten Untersuchungen von Johnas (1911) sicher, daß die anatomischen Verhältnisse, was Pigment und Tapetum anbelangt, dort anders sind als bei Krebsen. Was nun den zweiten Fall betrifft, daß zwei *Palaemon*, die im Dunklen durch Erstickungstod eingegangen sind, bei Dunkelaugen blieben, so will er mir in Anbetracht der geringen Zahl der Versuchstiere wenig besagen. Ich habe des öfteren Licht- und Dunkelaugen von Tieren, die durch Ersticken verendet waren, geschnitten und gefunden, daß sie unerklärliche Abnormitäten in der Pigment- und Tapetumwanderung zeigten. So sah ich manchmal, daß Dunkeltiere die Dunkelstellung nur zum Teil im Auge behielten; eine einheitliche Verschiebung war nahezu ganz ausgeschlossen. Es machte auf mich den Eindruck, daß der Erstickungstod in den Augen der Tiere ganz unberechenbare Zustände schafft. Somit kämen beide diese Fälle nicht recht in Betracht und die übrigen zeigen die schönste Übereinstimmung darin, daß nach gewaltsamen Eingriffen Lichtstellung ganz oder nahezu ganz eintritt. Was insbesondere v. Frisch's Versuche mit elektrischen Strömen betrifft, glaube ich, daß beim Einstechen der Elektroden die nervösen Leitungsbahnen unterbrochen worden sein können. Daß ferner elektrische Ströme die Lichtstellung nicht beschleunigten, wie es der Autor allgemein gefunden hat, leuchtet mir ein, da auch sonst überall unter diesem Einfluß das Pigment sich zusammenballt, was der Dunkelstellung hier entspricht.

Day (1911, p. 305) bemängelte an den Versuchen Bells und v. Frisch's, daß beide Autoren bloß die Wellenlänge und nicht zugleich auch die Intensität des farbigen Lichtes berücksichtigt hätten. Er verfeinerte seine Methode dahin, daß er die verschiedenfarbigen Lichter unter Kontrolle des sogenannten Radiomikrometers bei gleicher Intensität einwirken ließ. Nichtsdestoweniger erzielte auch er im Wesentlichen nicht mehr als jene beiden Autoren; er fand, daß das ultraviolette Licht für die Pigmentwanderung am wirksamsten ist. Deshalb sucht auch Day den Mechanismus der Pigmentwanderung in chemischen Veränderungen; ob diese aber direkt in den Pigmentzellen vor sich gehen oder von den Rhabdomen aus reflektorisch ausgelöst werden, weiß er nicht.

In der letzten Zeit beschäftigte sich auch Demoll (1910, 1911) wiederholt mit den Bewegungen des Pigmentes in fazettierten Augen. Dieser Autor trachtet den Tieren bei seinen Versuchen so wenig als möglich Gewalt anzutun. Seine Versuche beziehen sich vornehmlich auf Schmetterlingsaugen, an denen mittelst Augenspiegels die Veränderungen der sogenannten Pseudopupille bei Gebrauch von Blenden studiert werden, ferner auf periodische Pigmentverschiebungen zur Tages- und Nachtzeit, sowie auf die Pigmentstellung während der Narkose. Auf Grund seiner Beobachtungen formuliert Demoll seine Ansicht über die Lageveränderungen des Pigmentes derart (1911, p. 179): »Vom Gehirn respektive Opticusganglion geht ein ständiger Tonus aus, der das Pigment in Dunkelstellung hält. Dieser Tonus kann entweder ganz aufgehoben werden, so durch Narkose und Schlafzustand. Damit tritt Hellstellung ein. Oder aber der Tonus geht nach wie vor vom optischen Zentrum aus, wird aber peripher unterbrochen. Und dies geschieht durch Belichtung der proximalen, zwischen Krystallkegel und Rhabdom gelegenen Teile der Irispigmentzellen. Diese Zellpartien muß die tonische Erregung passieren; sie kann es aber nur, solange diese Teile nicht von Licht getroffen werden. Trifft dies nicht zu, werden diese Bezirke beleuchtet, so wird der Tonus hier unterbrochen, es tritt Hellstellung ein und bleibt solange erhalten, als die Beleuchtungsverhältnisse gleich bleiben. Hierbei ist es gleichgültig, ob die betreffenden Teile der Irispigmentzellen pigmentfrei sind, wie zu Beginn der Belichtung, oder ob sie Pigment enthalten. Erst mit

dem Aussetzen der Bestrahlung kann der nervöse Tonus wieder zur Wirkung kommen und damit das Pigment wieder in Dunkelstellung überführen.« Demoll geht den Mittelweg zwischen der Annahme vom direkten nervösen Einfluß und der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Pigmentwanderung, denn er sagt an einer anderen Stelle, »daß der nervöse Einfluß sich darauf beschränke, Hellstellung in Dunkelstellung überzuführen und weiterhin beizubehalten«; er will aber auch nachgewiesen haben, daß »die direkte Einwirkung des Lichts auf die Pigmentzellen die entgegengesetzten Reaktionen, nämlich Übergang in Hellstellung und deren Erhaltung, bewirkt.« Zu dem letzteren muß noch hinzugefügt werden, daß der Autor nicht die Belichtung der ganzen Irispigmentzellen, sondern ausdrücklich die ihrer proximalen Teile meint. Und das scheint mir gerade der wunde Punkt des Demollschen Erklärungsversuches, der sonst von allen bisher gemachten entschieden das Beste trifft, zu sein. Es ist zunächst nicht einzusehen, warum allein die proximalen Teile der Irispigmentzellen eine so wichtige Rolle spielen sollen; ferner, gesetzt den Fall, daß dies zutreffe, wissen wir, daß die Lichtstellung nicht allein in der Aktion des Irispigmentes, sondern auch anderer Elemente, des Retinapigmentes und des Tapetums besteht. Soll die Unterbrechung des Tonus an der von Demoll bezeichneten Stelle alle jene Elemente in Aktion treten lassen, damit sie in die Lichtstellung übergehen? Es ist nicht anzunehmen, daß der Autor von dem Retinapigment nichts wissen sollte, denn er erwähnt es in einer seiner früheren Schriften (1910, p. 456) und schreibt ihm auch Reaktionsfähigkeit zu. Übrigens ist die Bewegungsfähigkeit des Retinapigmentes neuerlich von Johnas (1911, p. 248) unzweifelhaft dargetan worden. Dieser Autor gibt zwar zu, daß sie manchesmal unbedeutend ist (Tagfalter), sie besteht aber doch und mitunter in ganz beträchtlichem Grade (Nachtschmetterlinge). Wie verhält sich's mit dem Tapetum? Wir wissen zwar, daß es in den Schmetterlingsaugen durch lufterfüllte Tracheen ersetzt ist; es braucht somit dort nicht berücksichtigt zu werden. In Krusteraugen dagegen stellt es ein selbständiges Element, leichtbewegliche Zellen vor. Wie aus meiner Beschreibung der Bewegungen dieser Elemente hervorgeht, kommt für die Tapetumzellen die von Demoll bezeichnete Zone gar nicht in Betracht. Man sieht, daß hier der Erklärungsversuch jenes Autors unzureichend ist.

Ich bin hinsichtlich der Pigment- und Tapetumwanderung im Fazettenauge zu einer anderen Ansicht gekommen. Das kausale Moment dieses Phänomens liegt nicht anderswo als in nervösen Elementen. Es scheint mir kein leerer Zufall zu sein, daß an sämtlichen Schnitten durch Lichtaugen von *Palaemon* gerade die Zone der apikalen Enden der Rhabdome am dunkelsten erscheint; dort ist immer alles von Pigment so vollgepfropft, daß man seine Not hat, den etwas tiefer gelegenen Kern der achten Retinulazelle aufzufinden. Und wenn gerade hier für *Palaemon* früher eine Unterbrechung von Iris- und Retinapigment angenommen wurde, so glaube ich das Gegenteil hievon hinlänglich nachgewiesen und zugleich auf die typische Anordnung des Pigmentes, die für einen Zusammenhang desselben mit den Retinulazellen spricht, aufmerksam gemacht zu haben. Dieser Einblick in die Histologie des *Palaemon*-Auges und speziell seiner Pigment- und Tapetumzellen, sowie ferner die Übersicht aller in Bezug auf die Verschiebung dieser Elemente bisher unternommenen Versuche, ließen mich zur folgenden Auffassung des Prozesses kommen: Pigment- und Tapetumzellen stehen unter dem Einfluß des Nervensystems. Gesteigerte Lichtreize wirken von den Rhabdomen aus, gewaltsame Eingriffe wie Exstirpation, Dekapitieren und sagittales Halbieren des Tieres von den zentralen nervösen Organen aus lähmend, worauf der Expansionszustand der beiden Zellarten erfolgt. Dieses Verhalten wird auch sonst an anderen Pigmentzellen beobachtet, ist daher normal und deshalb möchte ich weder den Pigment- noch den Tapetumzellen der Fazettenaugen eine Sonderstellung einräumen.

Zusammenfassung.

Wenn ich nunmehr die wichtigsten Ergebnisse meiner Studien am Auge von *Palaemon squilla* zusammenfasse, so sind es folgende:

Das Auge von *Palaemon* ist ein Doppelauge, bestehend aus einem Haupt- und einem Nebenauge. Vom Hauptauge läßt sich folgendes sagen:

Die Cornea eines jeden Omma ist konkavkonvex. Der Corneazellen gibt es 2; jede von ihnen hat einen langen, dünnen Kern. Die vier Krystallzellen des Omma lassen einen distalen und proximalen Teil von gleicher innerer Struktur und zwischen diesen beiden einen besonders differenzierten Krystallkegel unterscheiden. Der distale Teil der Krystallzellen heißt Zapfen; er hat Kuppelform, tritt zwischen den Corneazellen bis an die Cornea heran; er ist vierteilig; ein jeder Teil enthält einen sichelförmigen Kern. Der Krystallkegel ist ebenfalls vierteilig und besitzt an seinen beiden Enden je ein kurzes Ansatzstück mit äußerst feinkörnigem, leicht tingierbarem Inhalte. Die distale Endfläche des Krystallkegels weist des öfteren insbesondere bei Dunkelaugen ihrem vierteiligen Charakter entsprechend vier niedrige Buckel, bei Lichtaugen dagegen vier seichte Eindrücke auf; ob etwa ein osmotischer, bei Licht und Dunkel wechselnder Druck als Grund dieser Erscheinung angenommen werden soll, ist fraglich. Die Retinula besteht aus 8 Zellen, von denen eine als rudimentär aufzufassen ist, ferner aus Nervenfaserzügen und dem Rhabdom. Die 7 aktiven Retinulazellen bilden eine rosettenartige Gruppe um das apikale Ende des Rhabdoms und lassen proximalwärts ein spindelförmiges Raumnetz von Nervenfasern aus sich hervorgehen; dieses gibt gegen die Achse des Omma wendeltreppenartig geordnete Neurofibrillenbündel (Plättchen), die das Rhabdom ausmachen, ab. Iris- und Retinapigment gehört einer Art von Pigmentzellen an; je zwei solcher Zellen legen sich zu einer kontinuierlichen, röhrenförmigen Scheide, die das ganze Omma und die dazugehörige Nervenfaser im subocularen Raume allseits umschließt, zusammen. Das Pigment ballt sich entweder im Plasma dieser Scheide peripher zusammen oder es streckt Fortsätze rhabdomwärts aus und verteilt sich ziemlich kompliziert in der Retinulazone zum Schutze der nervösen Endapparate des Auges. Der Zustand der Ballung tritt im Dunkel ein und wird als Dunkelstellung, der Expansionszustand, eine Folge der Belichtung, wird als Lichtstellung bezeichnet. Die Kerne der Pigmentzellen wandern einen Teil der Strecke mit den Pigmentkörnchen. Das Tapetum gehört ebenso wie das Pigment nur einer Art von Zellen, den Tapetumzellen an; diese haben keine bestimmte Gestalt, sondern verändern ihre Form sehr leicht; bald sind sie zu langen Fäden ausgezogen, die in Gitter zusammenfließen, bald schwellen sie zu voluminösen keulenförmigen Gebilden an. Die letzteren sind als Ballungszustand (Dunkelstellung), die ersteren als Expansionszustand (Lichtstellung) aufzufassen. Oft und leicht lösen sich auch Teile von Tapetumzellen los, fließen aber ebensoleicht mit den Mutterzellen zusammen. Die Kerne der Tapetumzellen sind die größten im *Palaemon*-Auge überhaupt; sie machen die Wanderung mit. Die zuführenden Blutgefäße endigen in Längsspalten der Basalmembran offen. Aus den Interommalräumen fließt das Blut durch das Basalmembrangitter nach den Coelomlücken im Augenstiele ab.

Das Nebenauge ist ein aus wenigen Ommen bestehendes Fazettenauge. Die Cornea eines jeden Omma ist konkavkonvex. Die Anzahl der Corneazellen beträgt 2. Die 4 Krystallzellen hier lassen zum Unterschiede von denen des Hauptaugen-Omma nur zwei Teile, und zwar einen distalen, den Zapfen und einen proximalen, den Krystallkegel unterscheiden; der erstere gleicht, was Form und Inhalt anbelangt, dem im Hauptaugen-Omma, der letztere unterscheidet sich von dem analogen dort durch stärkere Konvergenz der Kanten nach dem Augeninnern; er ist spitzzulaufend. An den Krystallkegel schließt im Neben-

auge unmittelbar, also ohne Dazwischentreten eines Krystallzellenstieles das Rhabdom an. Dieses Gebilde ist dünn, fadenförmig und geht proximal in eine Nervenfaser über. Retinulazellen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, wiewohl Kerne an jener Stelle, wo solche im Hauptauge liegen, gesehen wurden. Die Interommalräume sind sehr groß und von dichtem Pigment erfüllt. Tapetum wird im basalen Teile des Organs angetroffen. Eine Wanderung war weder am Pigment noch am Tapetum zu bemerken.

Das Larvenauge von Tieren unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei zeigt eine größere Anzahl von Ommen als das Nebenauge. Jedes Omma hat eine bikonvexe Cornea und zwei Corneazellen. Die 4 Krystallzellen lassen bereits einen vierteiligen Zapfen, ferner einen unentwickelten aus vier getrennten Anlagen bestehenden Krystallkegel und einen Krystallzellenstiel unterscheiden. An diesen letzteren schließt das Rhabdom an; es ist dünn und fadenförmig. Über seinem apikalen Ende sind mehrere Kerne (Retinulazellkerne) sichtbar. In den Interommalräumen ganz nahe der Cornea liegen sehr große Kerne (Pigmentzellkerne). Das Pigment hüllt nur das Rhabdom ganz ein und lagert außerdem im subocularen Raume. Tapetum findet sich im Larvenauge nicht vor.

Das Nebenauge steht morphologisch dem Hauptauge nicht fern. In Anbetracht des anatomischen Baues des Larvenauges nimmt es gewissermaßen die Mitte zwischen dem letzteren und dem entwickelten Hauptauge ein. Mit diesem hat es die Cornea, die Corneazellen, die Krystallzellen und die Zapfen, mit jenem die Krystallkegel und die Rhabdome gemein. Besondere optische Zentren für das Nebenauge gibt es nicht. In den Augen von ganz jungen Larven ist von einer Differenzierung in Haupt- und Nebenauge nichts zu merken. Eine solche dürfte erst in späteren Entwicklungsstadien des Auges eintreten, insofern als von den in gleicher Vervollkommnung fortschreitenden Ommen eine kleine dorsale Gruppe in der Entwicklung innehält, und zwar aus dem Grunde, weil bei der pelagischen Lebensweise des Tieres unter ständigem Einfluß des Lichtes von oben eine starke Vermehrung des dunklen Pigmentes hier auf Kosten der Entwicklung der übrigen Teile des Omma platzgreift. Die übrigen Ommen des Auges setzen ihre Entwicklung normal fort. Das Doppelauge von *Palaemon squilla* verdankt somit seine Entstehung der Anpassung.

Die Wanderung von Pigment und Tapetum geht unter nervösem Einflusse vor sich und ist auf Ballung, beziehungsweise Expansion der beiden Substanzen zurückzuführen.

Literaturverzeichnis.

André, W.

1782. A microscopic description of the eyes of the *Monoculus Polyphemus* L. (Limulus). Phil. Trans., v. 72, p. 440—444, t. 1.

Bedau, K.

1911. Das Fazettenauge der Wasserwanzen. Z. wiss. Zool., v. 97, p. 417—456, t. 19, 20, f. 5.

Bell, J. C.

1906. Reactions of the Crayfish. Harvard Psychological Studies, v. 2, p. 615—644.

Bernhard, C.

1907. Über die vivipare Ephemeride *Chloëon dipterum*. Biol. Zentralbl., v. 27, p. 467—479, f. 6.

Blainville, de.

1822. Principes d'anatomie comparée, v. I.

Boll, F.

1871. Beiträge zur physiologischen Optik. Arch. Anat., v. 1871, p. 530—549.

Brants, A.

1843. Over het gezigtswerktuig der gelede Dieren. Van der Hoeven en de Vriese, Tijdsch. naturl. Geschied. Physiol., v. 10, p. 12.

Carrière, J.

1885. Die Sehorgane der Tiere. München, pp. 205, t. 1, f. 147.

1889. Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. Biol. Zentralbl., v. 9, p. 225—234.

Cavolini, Ph.

1792. Abhandlungen über die Erzeugung der Fische und Krebse. Berlin, p. 192.

Chun, C.

1896. Atlantis. Zoologica, v. 7, pp. V, 260, t. 20, f. 22.

Claparède, E.

1860. Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Z. wiss. Zool., v. 10, p. 191—214, t. 3.

Claus, C.

1879. Der Organismus der Phronimiden. Arb. Inst. Wien, v. 2, pp. 88, t. 1—8.

1886. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. Arb. Inst. Wien, v. 6, pp. 104, t. 1—12.

Cuvier, G.

1809. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig.

Day, E.

1911. The effect of colored light on pigment-migration in the eye of the Crayfish. Bull. Mus. Harvard, v. 53, p. 305—343, t. 5.

Demoll, R.

1909*a*. Über die Augen und Augenstielreflexe von *Squilla mantis*. Zool. Jahrb. Anat., v. 27. p. 171 bis 212, t. 2, f. 6.

1909*b*. Über eine lichtzersetzliche Substanz im Fazettenauge, sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol., v. 129, p. 461—475, f. 8.

1910. Die Physiologie des Fazettenauges. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, v. 2, p. 431—516, f. 22.

1911. Über die Wanderung des Irispigments im Fazettenauge. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. v. 30, p. 169—180, f. 2.

Dietrich, W.

1909. Die Fazettenaugen der Dipteren. Z. wiss. Zool., v., 92, p. 465—539, t. 4, f. 17.

Dor, A.

1861. De la vision chez les Arthropodes. Archives des Sciences physiques et naturelles. Nouv. per., v. 12, p. 328, t. 1.

Dufour, L.

1835. Recherches anatomiques et physiologiques sur les hemiptères. Paris.

Dugès, A.

1838. Traité de physiologie comparée. Paris.

Exner, S.

1875. Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. SB. Ak. Wien, v. 63, Abt. III, p. 156—190, t. 1.

1889. Tagblatt der 61. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Köln, p. 71.

1889*a*. Das Netzhautbild des Insektenauges. SB. Ak. Wien, v. 98, Abt. III, p. 13—64, t. 2, f. 7.

1891. Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten. Wien, pp. VI, 206, t. 7, t. 23.

Exner, S. und Januschke, H.

1905. Das Verhalten des Guanintapetum von *Abramis brama* gegen Licht und Dunkelheit. SB. Ak. Wien, v. 114, Abt. III, p. 693—714, t. 1.

Forel, A.

1886—1887. Sensation des Insektes. Rec. zool. Suisse, v. 4.

Frisch v., K.

1908. Studien über die Pigmentverschiebung im Fazettenauge. Biol. Zentralbl., v. 28, p. 662—670 und 698—704.

Gegenbaur, C.

1858. Zur Kenntnis der Krystallstäbchen im Krustentierauge. Arch. Anat. v. 1858, p. 82—84, t. 4.

Gottsche, C.

1852. Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. Anat., v. 1852, p. 483—492, t. 11, f. 3—5.

Graber, V.

1880. Das unicorneale Tracheatenauge. Arch. mikr. Anat., v. 17, p. 58—94, t. 3, f. 1.

Greenacher, H.

1874. Zur Morphologie und Physiologie des fazettierten Arthropodenauges. Nachr. Ges. Göttingen v. 1874, p. 645—656.

1879. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen, p. VIII, 188, t. 11.

Grüel, A.

1844. Mikroskopische Beobachtung. Poggendorff's Annalen, v. 61, p. 220.

Hesse, R.

1901. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Z. wiss. Zool., v. 70, p. 347—473, t. 16—21, f. 2.

1908. Das Sehen der niederen Tiere. Vortrag. Jena, p. 1—47, f. 29.

Herrick, F. H.

1889. The Development of the Compound Eye of Alpheus. Zool. Anz., v. 12, p. 164—169, f. 5.

1892. Alpheus: A study in the Development of Crustacea. Mem. Ac. Washington, v. 5, p. 370.

Johansen, H.

1893. Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa*. Zool. Jahrb. Anat., v. 6, p. 446—477, t. 23, 24.

Johnas, W.

1911. Das Fazettenauge der Lepidopteren. Z. wiss. Zool., v. 97, p. 219—261, t. 10—12.

Kellog, V. L.

1898. The Divided Eyes of Arthropods. Zool. Anz., v. 21, p. 280.

Kiesel, A.

1894. Untersuchungen zur Physiologie des fazettierten Auges. SB. Ak. Wien, v. 102, p. 97—130, t. 1, fig. 6.

Kirby & Spence.

1827. Einleitung in die Entomologie oder Elemente der Naturgeschichte der Insekten. Stuttgart.

Kirchhoffer, O.

1908. Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol., v. 2, p. 237—287, t. 16—22

1910. Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F. I. Teil. Die Entwicklung des Komplexauges. Arch. Naturg., v. 76, p. 1—26, t. 8, 9, f. 7.

Leeuwenhoek van, A.

1694. *Arcana naturae*, pp. 476.

Leuckart, R.

1859. Carcinologisches. Arch. Naturg., v. 25, p. 232—266, t. 6, 7.

Leydig, F.

1855. Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat., v. 1855, p. 376—480, t. 15—18.

1864. Das Auge der Gliedertiere. Tübingen, pp. 50.

Lowne, B. T.

1878. On the Modifications of the Simple and Compound Eyes of Insects. Tr. Linn. Soc. Lond., 1878.

Lyonet, A.

1832. Anatomie de differentes espàces d'Insectes. Mém. du Muséum, v. 20, p. 1—241, t. 1—20.

Mark, E. L.

1887. Simple Eyes in Arthropods. Bull. Mus. Harvard, v. 13.

Milne-Edwards.

1834. Histoire naturelle des crustacés. Paris.

Miltz, O.

1899. Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, v. 11, p. 1—60, t. 1—4.

Müller, J.

1826. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere. Leipzig, p. XXXII, 462, t. 8.

1829. Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. Arch. Anat. v. 1829, p. 38—64, t. 3.

Notthaft, J.

1880. Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Fazettenauges. Frankfurt.

Parker, G. H.

1890. The history and development of the Eye in the Lobster. Bull. Mus. Harvard, v. 20, p. 1—60, t. 1—4.

1891. The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Harvard, v. 21, p. 45—140, t. 1—10.

1895. The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mt. Stat. Neapel, v. 12, p. 1—73, t. 1—3.

1897. Photomechanical Changes in the Retinal Pigment Cells of Palaemonetes, and their Relation to the Central Nervous System. Bull. Mus. Harvard, v. 30, p. 275—300, t. l.

1899. The Photomechanical Changes in the Retinal Pigment of Gammarus. Bull. Mus. Harvard, v. 30, p. 143—148, t. 1.

Patten, W.

1886. Eyes of Molluscs and Arthropods. Mt. Stat. Neapel, v. 6, p. 542—756, t. 28—32.

1887. Eyes of Molluscs and Arthropods. J. Morphol., v. 1, p. 67—92, t. 3.

1887. Studies on the Eyes of Arthropods. 1. Development of the Eyes of Vespa, with Observations on the Ocelli of some Insects, J. Morphol., v. 1, p. 193—226, t. 8.

1888. 2. Eyes of Acilius, v. 2, p. 97—105, t. 6, f. 5.

Phillips, E. F.

1905. Structure and Development of the Compound Eye of the Honey Bee. P. Ac. New. Sc. Philadelphia, v. 57, p. 123—157, t. 6—8, f. 5.

Plateau, F.

1888. Recherches experimentales sur la vision chez les arthropodes. Bull. Ac. Belgique, v. 16, p. 28 bis 91.

Plotnikow, W.

1904. Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Z. wiss. Zool., v. 76, p. 333—366, t. 21, 22, f. 6.

Rádl, E.

1900. Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von *Squilla mantis* und von anderen Arthropoden. Z. wiss. Zool., v. 67, p. 551—598, t. 32.

1901. O morphologickém významu dvojitých oči u členovců. Spisů jubil. cenou král. spol. nauk poctěných, č. 13, p. 56, t. 1.

1902. Über spezifische Strukturen der nervösen Zentralorgane. Z. wiss. Zool., v. 72, p. 31—99, t. 1.

1906. Etude sur les yeux doubles des Arthropods. Acta soc. entomolog. Boh., v. 3.

Redikorzew, W.

1900. Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Z. wiss. Zool., v. 68, p. 581—624, t. 39, 40, f. 7.

Reichenbach, H. S.

1886. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. Senckb. Ges., v. 14, p. 1—137 t. 19.

Rosenstadt, B.

1896. Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Arch. mikr. Anat., v. 47, p. 748—770, t. 39, 40.

Ruete, A.

1861. Über die Einheit des Prinzips im Bau der Augen bei den verschiedenen Tierklassen, und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Festschrift. Leipzig.

Schäffer.

1756. Naturgeschichte des krebsartigen Kiefenfußes. Regensburg, pp. 92, t. 1—7.

Schelver, F.

1798. Versuch einer Naturgeschichte der Sinneswerkzeuge bei den Insekten und Würmern. Göttingen.

Schindler, A. K.

1902. Die Metamorphose der Insekten. Z. Naturw. Stuttgart, v. 75, p. 341—356.

Schmidt, O.

1878. Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge. Z. wiss. Zool., v. 39, suppl., p. 1—12, t. 1.

Schneider, K. C.

1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena, p. VIII, 988, f. 691.

Schultze, M.

1868. Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn, p. 32, t. 2.

Serres de, M.

1813. Sur les yeux composés et lisses des Insectes. Montpellier.

Sharp, D.

1889. The President's Address. Tr. Ent. Soc. London, v. 1889, p. 48—69.

Soemmering, D. W.

1818. De oculorum hominum animaliumque sectione horizontali. Göttingen.

Stefanowska, M.

1889. La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Genève.

Strauss-Dürckheim, H.

1828. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris.* Paris.

Swammerdam, J.

1737. Biblia naturae, *Leydae.*

Szczawinska, W. de

1890. Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacès et des Arachnides. Arch. Biol., v. 10, p. 523—566, t. 16, 17.

Treviranus, G. R.

1802—1822. Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, für Naturforscher und Ärzte, v. 1—6.

1828. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinneswerkzeuge des Menschen und der Tiere. Bremen, t. 4.

Viallanes, H.

1892. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes. Ann. Sc. nat. v. 13, p. 349—384, t. 10, 11.

Wagner, R.

1835. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Leipzig, p. XXX, 607.

Watase, S.

1890. On the morphology of the compound eyes of Arthropods. Stud. Johns Hopkins Univ., v. 4, p. 287—334, t. 29—35.

Weismann, A.

1866. Die Metamorphose von *Corethra plumicornis.* Z. wiss. Zool., v. 16, p. 45—127, t. 3—7.

Will, F.

1840. Beiträge zur Anatomie der zusammengesetzten Augen mit fazettierter Hornhaut. Leipzig, p. 32, t. 1.

Zavřel, J.

1907. Die Augen einiger Dipterenlarven und -Puppen. Zool. Anz., v. 31, p. 247—255, f. 13.

Zenker, W.

1854. Anatomisch-systematische Studien über die Krebstiere. Berlin, p. IV, 115, t. 6.

Zimmer, C.

1898. Die Fazettenaugen der Ephemeriden. Z. wiss. .Zool., v. 63, p. 236—262, t. 12, 13.

Abkürzung der Bezeichnungen zu den Tafeln.

a = Cornea.
B = Rhabdom.
b = Zone der Corneazellen.
C = Coelom.
c = Zone der distalen plasmatischen Teile der Krystallzellen (Zapfen).
CCN = Zellkern der Bindesubstanz.
CoC = Corneazelle.
CoCN = Kern der Corneazelle.
CoL = Corneafazette.
Cr = Krystallkegel.
CrC = Krystallzelle.
CrCN = Kern der Krystallzelle.
CrCP = Stiel der Krystallzelle.
Cu = Cuticula.
d = Zone der Krystallkegel.
e = Zone der proximalen plasmatischen Teile der Krystallzellen.
f = Äußere Tapetumzone.
g = Zone des distalen Pigments (Irispigment).
GCN = Kern der Ganglienzelle.
GOI = Erstes optisches Ganglion.
GOII = Zweites optisches Ganglion.
GOIII = Drittes optisches Ganglion.
GR = Retinaganglion.
h = Zone der Retinulazellen.
i = Zone der Rhabdome.
j = Innere Tapetumzone.
K_1 = Erste Nervenkreuzung.
K_2 = Zweite Nervenkreuzung.
k = Basalmembran.
L = Leibeshöhlenflüssigkeit.
l = Subocularer Raum.
Mu = Muskel.
N = Nervenfaser.
NF = Nervenfibrillenbündel.
O = Nebenauge.
P = Palissadenschichte.
PCE = Distale Pigmentzelle (Irispigmentzelle).
PCI = Proximales Pigment.
PCN = Kern der Pigmentzelle.
PCS = Pigmentfreier Raum der Pigmentzelle.
RC = Retinulazelle.
RCN = Kern der Retinulazelle.
RCR = Rudimentäre Retinulazelle.
RCRN = Kern der rudimentären Retinulazelle.
T = Tapetumzelle.
T' = Tapetum.
TN = Kern der Tapetumzelle.
V = Blutgefäß.